

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EFFETS D'UN ABAISSEMENT DE LA THERMOCLINE SUR LA DYNAMIQUE
DES COMMUNAUTÉS DE ZOOPLANCTON

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

JOANNA GAUTHIER

NOVEMBRE 2012

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT-PROPOS

La connaissance des effets potentiels des changements climatiques sur les écosystèmes aquatiques est d'une importance majeure. Évidemment, l'eau est la ressource la plus essentielle pour tous les êtres vivants. De plus, les cours d'eau contiennent plusieurs ressources nutritives pour les humains, comme les poissons. Il est donc indispensable de connaître la dynamique des systèmes aquatiques face aux changements climatiques pour être en mesure de mieux gérer nos ressources en provenance de ces milieux. Cette raison ainsi que le désir d'approfondir mes connaissances en limnologie ont motivé le choix de mon sujet de recherche sous la direction de Beatrix Beisner et la codirection de Yves Prairie. Le but principal de ma recherche était d'évaluer les effets potentiels d'un abaissement de la thermocline, qui pourraient être occasionnés par les changements climatiques ou des activités anthropiques, sur la dynamique des communautés de zooplancton. Le zooplancton est d'ailleurs un élément central dans les réseaux trophiques aquatiques. Des changements à ce niveau trophique pourraient donc occasionner des modifications importantes au niveau de tout le réseau trophique aquatique.

Ma maîtrise fait partie d'un projet d'envergure qui se déroule au Lac Croche, St-Hippolyte, Québec, Canada. Le projet TIMEX (*Thermocline Induced Mixing Experiment*) a débuté en 2007 et a pour but principal de comprendre les effets potentiels d'un abaissement de la thermocline sur plusieurs éléments biotiques et abiotiques d'un lac. Ce projet est une collaboration entre professeurs de différentes universités, dont ma directrice Beatrix Beisner, mon codirecteur Yves Prairie, Marc Amyot de l'Université de Montréal et John Gunn de l'Université Laurentienne de Sudbury en Ontario.

La rédaction de ce mémoire a été faite sous la forme d'un mémoire par article. Le premier chapitre contient un état des connaissances sur le sujet et le deuxième chapitre est sous la forme d'un article scientifique rédigé en anglais à des fins de publication. Pour cet article, j'ai réalisé l'échantillonnage, l'analyse des données ainsi que la rédaction. Le deuxième auteur est ma directrice, Beatrix Beisner, qui a commenté, corrigé et conseillé tout au long de la rédaction de l'article. Le troisième coauteur est mon codirecteur, Yves Prairie, qui a révisé l'article.

Je voudrais remercier tout spécialement ma directrice Beatrix Beisner pour m'avoir guidée, épaulée et soutenue tout au long de ma maîtrise. J'aimerais également remercier mon codirecteur Yves Prairie pour m'avoir donné de judicieux conseils. Je voudrais aussi remercier plusieurs personnes qui ont considérablement contribué et aidé au projet. Tout d'abord, je remercie tous les aides de terrain : Robin Beauséjour, Sara Mercier-Blais, Vincent Ouellet-Jobin, Tiffany Lachartre, Maria Mercedes, Maria Eugenia, Clément Dalmas, Simon Bédard. J'aimerais aussi remercier Annick St-Pierre, Alice Parkes et Julien Arseneault pour leur aide autant sur le terrain qu'au laboratoire. Je tiens à remercier Akash Sastri pour l'aide sur le terrain, mais également pour les idées et les discussions en lien avec mon projet. Il est également important pour moi de remercier Ariane Cantin, l'étudiante qui m'a précédée sur ce projet, pour m'avoir aidée dans l'apprentissage des méthodes d'échantillonnage. Je voudrais également dire un merci tout particulier à Nicolas Fortin-St-Gelais et Pierre Legendre pour m'avoir énormément aidée dans l'analyse statistique de mes données. Les dernières personnes à remercier sont Julia Solomon et Geneviève Thibodeau pour la vérification et la correction de mes textes en anglais et en français respectivement. Pour finir, je voudrais remercier le Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada (CRSNG), les Fonds de recherche du Québec – Nature et technologie (FQRNT), le Groupe interuniversitaire en limnologie (GRIL) et la Société canadienne de limnologie (SCL) pour leur soutien financier au cours de ma maîtrise.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	xii
RÉSUMÉ	xiii
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I	
REVUE DE LITTÉRATURE.....	6
1.1 Abaissement potentiel de la thermocline et mélange expérimental utilisé	6
1.1.1 Abaissement de la thermocline par l'augmentation des vents.....	6
1.1.2 Abaissement de la thermocline suite à un changement de précipitations...	7
1.1.3 Mélange expérimental utilisé.....	7
1.2 Études pertinentes sur le sujet.....	9
1.3 Écologie de base du zooplancton	10
1.4 Succession saisonnière du zooplancton	12
1.5 Effets potentiels de l'abaissement de la thermocline et du mélange sur les communautés de zooplancton	14
CHAPITRE II	
THERMOCLINE DEEPENING CAUSES ALTERED ZOOPLANKTON PHENOLOGY, REDUCED BODY SIZE AND GREATER COMMUNITY BIOMASS IN A WHOLE LAKE EXPERIMENT	18
2.1 Abstract	19
2.2 Introduction.....	20
2.3 Materials and methods	24
2.3.1 Study site and experimental design	24
2.3.2 Sampling.....	26
2.3.2.1 Schedule	26
2.3.2.2 Environmental variables	26

2.3.2.3 Zooplankton community composition	27
2.3.3 Data processing and statistical analyses	27
2.3.3.1 Community composition	28
2.4 Results	30
2.4.1 Ice-off and Thermocline depth	30
2.4.2 Mean water column temperature	31
2.4.3 Chlorophyll	31
2.4.4 Environmental drivers of zooplankton community changes	33
2.4.5 Biomass responses of indicator species	41
2.4.6 Timing of indicator species	45
2.4.7 Total zooplankton biomass	46
2.4.8 Mean community body size	46
2.5 Discussion	49
2.6 Acknowledgements	56
CONCLUSION	57
3.1 Conclusion du chapitre II	57
3.2 Recommandations pour des études futures	60
APPENDICE A	
ZOOPLANKTON PRÉSENT DANS LE LAC CROCHE	61
APPENDICE B	
COMPARAISON DES GROUPES MAJEURS DE ZOOPLANKTON ENTRE LES DEUX ANNÉES CONTRÔLES (2007 ET 2011)	63
APPENDICE C	
ANALYSES DE REDONDANCE PARTIELLE POUR LES COMMUNAUTÉS DE ROTIFÈRES PENDANT LA PÉRIODE DU PRINTEMPS ET DE L'ÉTÉ	65
APPENDICE D	
SÉRIES TEMPORELLES DES ESPÈCES INDICATRICES	69
APPENDICE E	
ANALYSES DE REDONDANCE PARTIELLE SUR LES COMMUNAUTÉS CRUSTACÉES POUR LA PÉRIODE ENTIÈRE D'ÉCHANTILLONNAGE ET LE PRINTEMPS	76

APPENDICE F	
ANALYSES DE REDONDANCE PARTIELLE SUR LES COMMUNAUTÉS ROTIFÈRES POUR LA PÉRIODE ENTIÈRE D'ÉCHANTILLONNAGE ET LE PRINTEMPS.....	80
BIBLIOGRAPHIE.....	83

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Fonctionnement de l'éolienne aquatique (SolarBee®) utilisée pour le mélange expérimental (figure modifiée de Medora Corporation, 2012)...	8
2.1 Bathymetric map of Lac Croche. The stars represent the sampling docks, the black line represents the curtain and the circle with an X represent the location of the SolarBee®. The control, the intermediate and the manipulated basins are respectively B1, B2 and B3. Map was modified from the original by Richard Carignan, University of Montreal.....	25
2.2 Thermocline depth for control (2011) and experimental (2009-2010) years over time in each basin. The vertical dashed line represents the day of year at which the thermocline depth reached the average for the entire sampling period.....	30
2.3 Partial redundancy analysis (RDA) biplots indicating site and species scores for crustacean species found in spring and summer periods by BACI-derived treatment (deepened, deepened+mixed and mixed). The percentage of constrained variance (R^2) explained by the axes is indicated with statistically significant axes indicated by an asterisk. White square markers indicate sampling dates in 2009, solid circles indicated 2010 dates and triangles indicate 2011 dates. Ellipses containing 80% of observations are indicated for the control year (solid line) and the two experimental years together (dashed line). Panels are: (a) Deepened treatment (B2-B1) in spring (RDA model $P=0.011$); (b) Deepened treatment in summer ($P=0.001$); (c) Deepened+mixed treatment (B3-B1) in spring ($P=0.001$); (d) Deepened+mixed treatment in summer ($P=0.001$); (e) Mixed treatment (B3-B2) in spring ($P=0.001$); (f) Mixed treatment in summer ($P=0.001$). Species abbreviations are: <i>Bosmina longirostris</i> (Boslon), <i>Daphnia ambigua</i> (Dapamb), <i>Daphnia catawba</i> (Dapcat), <i>Daphnia longiremis</i> (Daplon), <i>Holopedium gibberum</i> (Holgib), <i>Epischura lacustris</i> (Epilac), <i>Leptodiptomus minutus</i> (Lepmin), <i>Cyclops scutifer</i> (Cycscu), <i>Mesocyclops edax</i> (Meseda), <i>Orthocyclops modestus</i> (Ortmod),	

Tropocyclops prasinus (Tropra). Environmental variable abbreviations are: chlorophyll average (Chl), chlorophyll maximum (MaxChl), total organic carbon (TOC), concentration of dissolved oxygen (DO_conc), thermocline depth (ThermoDepth), depth of 1% of ambient light (z)..... 34

- 2.4 Partial redundancy analysis (RDA) biplots indicating site and species scores for rotifer species found across the entire sampling period by BACI-derived treatment (deepened, deepened+mixed and mixed). The percentage of constrained variance (R^2) explained by the axes is indicated with statistically significant axes indicated by an asterisk. White square markers indicate sampling dates in 2009, solid circles indicated 2010 dates and triangles indicate 2011 dates. Ellipses containing 80% of observations are indicated for the control year (solid line) and the two experimental years together (dashed line). Panels are: (a) Deepened treatment (B2-B1) (RDA model $P=0.001$); (b) Deepened+mixed treatment (B3-B1) ($P=0.001$); (c) Mixed treatment (B3-B2) in spring ($P=0.064$). Species abbreviations are: *Asplanchna* sp. (Asp), *Ascomorpha* sp. (Asc), *Conochiloides* sp. (Con), *Conochilus* sp. (Cos), *Filinia* sp. (Fil), *Gastropus* sp. (Gas), *Kellicotia bostoniensis* (Keb), *Kellicotia longispina* (Kel), *Keratella cochlearis* (Kec), *Keratella hiemalis* (Keh), *Keratella taurocephala* (Ket), *Lecane mira* (Lem), *Ploesoma* sp. (Pls), *Polyarthra vulgaris* (Pov), *Synchaeta* sp. (Sys), *Trichocerca* sp. (Trs). Environmental variable abbreviations are: average of temperature (AvgTemp), chlorophyll maximum (MaxChl), concentration of dissolved oxygen (DO_conc)..... 38
- 2.5 Box-and-whisker displays of distributions of the biomass peak day after ice-off for indicator species during the spring period and all basins for control (2011) and experimental years (2009-2010). Boxes indicate medians and the middle two quartiles; whiskers indicate the first and fourth quartiles..... 45
- 2.6 Differences in mean total crustacean and rotifer biomass ($\mu\text{g/L}$) with s.e. for crustaceans in spring (a) and summer (b) and for rotifers in spring (c) and summer (d) for control (2011) and experimental (2009-2010) years. An asterisk indicates statistically significant differences between control and experimental years with the associated P -values as follows for (a): Deepening (B2-B1) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}=0.009$; Mixing+deepening (B3-B1) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}=0.004$; Mixing (B3-B2) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$. For (b): Deepening $P_{2009}=0.004$; $P_{2010}=0.02$; Deepening+mixing $P_{2009}<0.0001$; $P_{2010}<0.0001$; Mixing $P_{2009}=0.04$; $P_{2010}<0.0001$. For (c): Deepening (B2-B1) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}=0.01$;

Deepening+mixing (B3-B1) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$; Mixing (B3-B2) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}=0.01$. For (d): Deepening $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$; Deepening+mixing $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$; Mixing $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$ 47

- 2.7 Differences in mean adult body size in dry weight (μg) with s.e. for crustaceans in spring (a) and summer (b) and for rotifers in spring (c) and summer (d) for control (2011) and experimental (2009-2010) years. An asterisk indicates statistically significant differences between control and experimental years with the associated P -values as follows for (a): Deepening (B2-B1) $P_{2009}=0.01$; $P_{2010}=0.01$; Deepening+mixing treatment (B3-B1) $P_{2009}=0.03$; $P_{2010}=0.03$; Mixing (B3-B2) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$. For (b): Deepening (B2-B1) $P_{2009}=0.001$; $P_{2010}<0.03$; Deepening+mixing treatment (B3-B1) $P_{2009}=0.001$; $P_{2010}=0.002$; Mixing (B3-B2) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$; (c): Deepening (B2-B1) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}<0.04$; Deepening+mixing treatment (B3-B1) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}<0.02$; Mixing (B3-B2) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$. For (d): Deepening (B2-B1) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$; Deepening+mixing treatment (B3-B1) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$; Mixing (B3-B2) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$ 48

- C.1 Partial redundancy analysis (RDA) biplots indicating site and species scores for rotifer species founded in spring and summer periods by BACI-derived treatment (deepened, deepened+mixed and mixed). The percentage of constrained variance (R^2) explained by the axes is indicated with statistically significant axes indicated by an asterisk. White square markers indicate sampling dates in 2009, solid circles indicated 2010 dates and triangles indicate 2011 dates. Ellipses containing 80% of observations are indicated for the control year (solid line) and the two experimental years together (dashed line). Panels are: (a) Deepened treatment (B2-B1) in spring (RDA model $P=0.095$); (b) Deepened treatment in summer ($P=0.001$); (c) Deepened+mixed treatment (B3-B1) in spring ($P<0.005$); (d) Deepened+mixed treatment in summer ($P=0.012$); (e) Mixed treatment (B3-B2) in spring ($P=0.053$); (f) Mixed treatment in summer ($P=0.033$). Species abbreviations are: *Asplanchna* sp. (Asp), *Ascomorpha* sp. (Asc), *Conochiloides* sp. (Con), *Conochilus* sp. (Cos), *Filinia* sp. (Fil), *Gastropus* sp. (Gas), *Kellicotia bostoniensis* (Keb), *Kellicotia longispina* (Kel), *Keratella cochlearis* (Kec), *Keratella hiemalis* (Keh), *Keratella taurocephala* (Ket), *Lecane mira* (Lem), *Ploesoma* sp. (Pls), *Polyarthra vulgaris* (Pov), *Synchaeta* sp. (Sys), *Trichocerca* sp. (Trs). Environmental variable abbreviations are: chlorophyll average (Chl),

	chlorophyll maximum (MaxChl), concentration of dissolved oxygen (DO_conc).....	65
D.1	Time series of the biomass of important cladoceran species for each basin in the control (2011) and experimental (2009-2010) years. (a) <i>Bosmina longirostris</i> ; (b) <i>Daphnia ambigua</i> ; (c) <i>Daphnia catawba</i> ; (d) <i>Daphnia longiremis</i> ; (e) <i>Holopedium gibberum</i> . The vertical dashed line represents the day of year at which the thermocline depth reached the average for the entire sampling period.....	69
D.2	Time series of the biomass of important calanoid copepod species for each basin in the control (2011) and experimental (2009-2010) years. (a) <i>Epischura lacustris</i> ; (b) <i>Leptodiaptomus minutus</i> . The vertical dashed line represents the day of year at which the thermocline depth reached the average for the entire sampling period.....	72
D.3	Time series of the biomass of important calanoid copepod species for each basin in the control (2011) and experimental (2009-2010) years. (a) <i>Cyclops scutifer</i> ; (b) <i>Orthocyclops modestus</i> ; (b) <i>Tropocyclops prasinus</i> . The vertical dashed line represents the day of year at which the thermocline depth reached the average for the entire sampling period.....	74
E.1	Graphique de l'analyse de redondance partielle (RDA) pour les crustacés présents pendant toute la période d'échantillonnage et au printemps pour chaque traitement dérivé du BACI (abaissement, abaissement+mélange, mélange). La RDA partielle contrôle pour l'effet du temps (jour de l'année). Les covariables dans les RDA du printemps représentent le jour de l'année et non le nombre de jours après la fonte de la glace comme dans le Chapitre II. Le pourcentage de la variance contrainte (R^2) expliquée par les axes est indiqué et un astérisque indique que l'axe est significatif. Les carrés vides, les cercles pleins et les triangles pleins indiquent respectivement les dates en 2009, 2010 et 2011. Les ellipses contiennent 80% des observations et sont indiquées pour l'année contrôle (ligne pleine) et les années expérimentales ensemble (ligne pointillée). Les panneaux sont: (a) traitement d'abaissement (B2-B1) pour toute la période d'échantillonnage (modèle RDA $P=0,001$); (b) traitement d'abaissement (B2-B1) pour le printemps (modèle RDA $P=0,002$); (c) traitement d'abaissement+mélange (B3-B1) pour toute la période d'échantillonnage (modèle RDA $P=0,001$); (d) traitement	

d'abaissement+mélange (B3-B1) pour le printemps (modèle RDA $P=0,001$); (e) traitement du mélange (B3-B2) pour toute la période d'échantillonnage (modèle RDA $P=0,001$); (f) traitement du mélange (B3-B2) pour le printemps (modèle RDA $P=0,001$). Les abréviations des espèces sont : *Bosmina longirostris* (Boslon), *Daphnia ambigua* (Dapamb), *Daphnia catawba* (Dapcat), *Daphnia longiremis* (Daplon), *Holopedium gibberum* (Holgib), *Epischura lacustris* (Epilac), *Leptodiptomus minutus* (Lepmin), *Cyclops scutifer* (Cycscu), *Mesocyclops edax* (Meseda), *Orthocyclops modestus* (Ortmod), *Tropocyclops prasinus* (Tropa). Les abréviations des variables environnementales sont : concentration en oxygène dissous (DO_conc), moyenne de la biomasse de chlorophylle dans la zone euphotique (Chl), température moyenne de la colonne d'eau (AvgTemp), carbone organique total (TOC), profondeur de la thermocline (ThermoDepth), profondeur de la zone euphotique (z) et phosphore total (TP).....

76

- F.1 Graphique de l'analyse de redondance partielle (RDA) pour les rotifères présents au printemps pour chaque traitement dérivé du BACI (abaissement, abaissement+mélange, mélange). La RDA partielle contrôle pour l'effet du temps (jour de l'année). Les covariables dans les RDA du printemps représentent le jour de l'année et non le nombre de jours après la fonte de la glace comme dans l'Appendice C. Le pourcentage de la variance contrainte (R^2) expliquée par les axes est indiqué et un astérisque indique que l'axe est significatif. Les carrés vides, les cercles pleins et les triangles pleins indiquent respectivement les dates en 2009, 2010 et 2011. Les ellipses contiennent 80% des observations et sont indiquées pour l'année contrôle (ligne pleine) et les années expérimentales ensemble (ligne pointillée). Les panneaux sont : (a) traitement d'abaissement (B2-B1 ; modèle RDA $P=0,069$); (b) traitement d'abaissement+mélange (B3-B1 ; modèle RDA $P=0,002$); (c) traitement du mélange (B3-B2; modèle RDA $P=0,006$). Les abréviations des espèces sont : *Asplanchna* sp. (Asp), *Ascomorpha* sp. (Asc), *Conochiloides* sp. (Con), *Conochilus* sp. (Cos), *Filinia* sp. (Fil), *Gastropus* sp. (Gas), *Kellicotia bostoniensis* (Keb), *Kellicotia longispina* (Kel), *Keratella cochlearis* (Kec), *Keratella hiemalis* (Keh), *Keratella taurocephala* (Ket), *Lecane mira* (Lem), *Ploesoma* sp. (Pls), *Polyarthra vulgaris* (Pov), *Synchaeta* sp. (Sys), *Trichocerca* sp. (Trs). Les abréviations des variables environnementales sont : concentration en oxygène dissous (DO_conc), maximum de chlorophylle (MaxChl), température moyenne de la colonne d'eau (AvgTemp).....

80

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.1 Mean (\pm SE) and <i>P</i> -values from t-tests for treatment year effects (vs. control year) on the differences between basins for temperature (shaded) and chlorophyll- <i>a</i> biomass (white) for the spring and summer periods.....	32
2.2 Mean (\pm SE) and <i>P</i> -values from t-tests for treatment year effects (vs. control year) on the differences between basins for each spring indicator species.....	41
2.3 Mean (\pm SE) and <i>P</i> -values from t-tests for treatment year effects (vs. control year) on the differences between basins for each summer indicator species.....	44
A.1 Caractéristiques qualitatives des espèces de zooplancton présentes dans le Lac Croche. Le groupe trophique représente leur préférence de type de proies et le type d'alimentation sépare les différentes habitudes alimentaires.....	61
A.2 Liste des espèces ou genres des rotifères présents dans le Lac Croche. L'habitat des rotifères est principalement pélagique. Les rotifères sont majoritairement herbivores et ils s'alimentent habituellement par filtration R. Le groupe représente une caractéristique physique ou comportementale.....	62
B.1 Mean (SE) and <i>P</i> -values from the Student t-test comparison of the variation in biomass of the major zooplankton groups between the two "Before" years 2007 and 2011. The comparisons were analyzed statistically under the BACI design to test for treatment effects (for further explanation see Materials and Methods).....	63

RÉSUMÉ

La stratification thermique, caractérisée par la présence d'une thermocline, est un facteur clé structurant les communautés de plancton dans la zone pélagique des lacs. Les changements climatiques (vents forts, orages fréquents, sécheresses intenses) et les activités anthropiques près des lacs (déforestation) pourraient occasionner un abaissement de la thermocline dans les lacs tempérés. Les effets d'un tel abaissement sur la phénologie, la biomasse totale et la taille des individus du zooplancton dans le temps ont été évalués. La thermocline d'un bassin du Lac Croche (constitué de trois bassins), Québec, Canada, a été abaissée par mélange à l'aide d'une éolienne aquatique. L'échantillonnage a eu lieu sur une année contrôle (sans manipulation) et deux années expérimentales (avec abaissement). Le protocole statistique BACI a permis d'évaluer les effets de trois traitements différents, soit l'abaissement, l'abaissement+mélange et le mélange. Au printemps, certains effets des traitements ont été discernés indirectement par le réchauffement des sédiments, mais le climat semblait avoir une grande influence sur la dynamique des communautés de crustacés. Pendant l'été, les changements de la communauté de crustacés étaient principalement influencés par la profondeur de la thermocline. De plus, la biomasse de chlorophylle et celle des crustacées ont augmenté face aux traitements pendant l'été. *Tropocyclops prasinus* et *Bosmina longirostris* étaient plus abondantes lors de l'abaissement de la thermocline pendant l'été, ce qui a réduit significativement la taille individuelle de la communauté des crustacés. Les assemblages de rotifères étaient dominés par des espèces ayant des caractéristiques pour les protéger de la prédation. Cette étude suggère qu'un abaissement de la thermocline dans les lacs tempérés pourrait mener à une augmentation des productions primaire et secondaire, mais également à une réduction des proies zooplanctoniques pour les poissons suite à un changement dans la composition et la taille individuelle de la communauté.

Mots-clés : abaissement de la thermocline, zooplancton, phénologie, taille individuelle, biomasse totale, structure des communautés

INTRODUCTION

Les relations trophiques permettent à l'énergie et à la matière de voyager à travers les écosystèmes. Dans le milieu pélagique des écosystèmes aquatiques, le phytoplancton occupe la base du réseau trophique. Ces organismes sont autotrophes, ce qui signifie qu'ils utilisent l'énergie solaire pour faire la photosynthèse. Le phytoplancton sert alors de ressource nutritionnelle de base pour les communautés de zooplancton, qui fournissent à leur tour les ressources et l'énergie pour le niveau trophique supérieur, soit les poissons planctivores. Par conséquent, le zooplancton occupe un rôle central dans les réseaux trophiques aquatiques. D'une part, il contrôle les communautés de phytoplancton par contrôle descendant (McCauley et Briand, 1979 ; Sterner, 1989) et d'autre part, il permet le transfert d'énergie aux niveaux trophiques supérieurs par contrôle ascendant (Sommer, 1989). Des perturbations majeures au sein de ce niveau trophique pourraient donc avoir d'importantes conséquences sur l'intégralité de l'écosystème aquatique (Berger *et al.*, 2010 ; Platt, Fuentes-Yaco et Frank, 2003).

La composition de la communauté de zooplancton est régulée par des facteurs biotiques et abiotiques, dont plusieurs peuvent également influencer la phénologie des espèces. Autant la biomasse de phytoplancton que la prédation sont des facteurs significatifs pour la régulation des communautés lacustres de zooplancton (Sommer, 1989). Plusieurs facteurs physiques et chimiques peuvent affecter le zooplancton. Par exemple, dans les lacs tempérés, la stratification thermique est un des facteurs clés pour les organismes qui vivent dans l'environnement pélagique (Kalff, 2003 ; Thackeray *et al.*, 2006).

Dans les lacs tempérés dimictiques, la colonne d'eau est divisée en trois couches distinctes pendant la saison estivale. La couche de surface, l'épilimnion, est

relativement isotherme, car elle est mélangée par l'action des vents. La couche du milieu, le métalimnion, est caractérisée par un gradient de température maximal. La diminution minimale de la température au sein de cette couche est de 1°C par mètre. La thermocline se situe au point milieu du métalimnion (Lampert et Sommer, 2007). L'hypolimnion est la couche la plus profonde du lac et l'eau qui s'y trouve est généralement entre 4°C et 6°C. Durant la stratification thermique estivale, l'eau de surface et celle du fond du lac ne se mélangent pas à cause de la trop grande différence de densité entre ces eaux (Kalff, 2003). Le degré du mélange de l'épilimnion dans un lac est largement déterminé par la profondeur de la thermocline puisque qu'elle introduit une barrière physique dans la colonne d'eau. En effet, avec une thermocline profonde, un plus grand volume d'eau est susceptible de se mélanger pour une vitesse de vent donnée.

La profondeur de la thermocline est influencée par les patrons de circulation de l'eau et la turbulence qui dépendent grandement de la bathymétrie du lac (Kalff, 2003). Les mouvements de l'eau au printemps et au début de l'été induisent un mélange dans la couche de surface, causant ainsi un mélange plus profond de l'eau de surface réchauffée par les rayons solaires. Ce phénomène de mélange permet d'abaisser la thermocline qui s'établira éventuellement à une profondeur estivale (Spigel et Imberger, 1980). La surface d'exposition des lacs aux vents est le facteur principal influençant le degré de circulation de l'eau, lequel est affecté par la topographie, la végétation du littoral et la présence d'îles sur les lacs. Une augmentation de l'exposition des lacs aux vents pourrait donc approfondir leur thermocline (Schindler *et al.*, 1990).

Dans une région tempérée comme le Québec, une augmentation du régime des vents, qu'importe la cause, est donc susceptible d'approfondir la thermocline des lacs. La déforestation ou les feux de forêt au niveau de la zone riveraine des lacs (Schindler, 2001) pourraient conduire à un abaissement de la thermocline (France,

1997). L'exploitation forestière près d'un lac retire la végétation servant de brise-vent, résultant ainsi en une plus grande exposition du lac aux vents (Scully, Leavitt et Carpenter, 2000). Par conséquent, le mélange des eaux de surface se fera plus profondément et abaissera la thermocline du lac.

Les changements climatiques sont également une des causes pouvant mener à l'altération de la profondeur de la thermocline dans les lacs tempérés. Les modèles climatiques prédisent une hausse de la fréquence des vents et des orages violents (GIEC, 2007 ; Giorgi, Bi et Pal, 2004 ; Walker, 1991), ainsi que des orages tropicaux qui se dirigeront vers les pôles (GIEC, 2007). Ces changements climatiques exposeront les lacs tempérés à un régime de vents plus fort et donc, à un plus grand mélange au sein du lac. De plus, plusieurs modèles climatiques prédisent une température de l'air plus chaude (GIEC, 2007), ce qui pourrait occasionner l'établissement de la stratification thermique plus tôt au printemps et des eaux de surface plus chaudes (De Stasio *et al.*, 1996 ; Winder et Schindler, 2004), ainsi qu'une stratification plus stable (Winder et Schindler, 2004). D'ailleurs, une étude dans l'Aire des Lacs Expérimentaux en Ontario (ELA) montre clairement que l'établissement de la stratification thermique s'est produit 20 jours plus tôt en 2002 comparativement à 1962 (Winder et Schindler, 2004). Le climat printanier est de ce fait un déterminant majeur pour le moment de l'établissement de la stratification thermique d'un lac (De Stasio *et al.*, 1996).

Un changement dans la fréquence et la quantité des précipitations serait également un scénario climatique plausible pouvant altérer la stratification thermique des lacs (Schindler, 2009). En effet, la coloration d'un lac dépend du régime des précipitations car l'eau souterraine chargée en matière organique atteint les cours d'eau par lessivage. Des eaux plus claires (moins de matière organique) permettraient aux rayons UV de pénétrer plus profondément dans le lac et ainsi d'abaisser la thermocline. Au contraire, si les précipitations augmentent dans le futur, les lacs

pourraient devenir plus colorés. Ce phénomène occasionnerait donc une thermocline moins profonde dans la colonne d'eau, car la matière organique agit comme écran solaire face aux rayons UV qui pénètrent alors moins profondément dans le lac (Snucins et Gunn, 2000). Il est difficile de prédire si la thermocline des lacs sera plus ou moins profonde dans le futur, mais il est certain que les changements climatiques et les activités anthropiques près des plans d'eau auront un effet majeur sur la stratification thermique des lacs. Les conséquences se feront ressentir non seulement sur les paramètres physico-chimiques des lacs, mais également sur les organismes vivants. Des études antérieures, qui ont examiné les effets de l'abaissement de la thermocline sur les communautés biologiques, ont d'ailleurs montré des changements considérables au niveau de la composition et de l'abondance autant pour les communautés de phytoplancton que de zooplancton (Cantin *et al.*, 2011 ; Berger *et al.*, 2010 ; ; Berger *et al.*, 2007 ; Berger, Diehl and Kunz, 2006 ; Lydersen *et al.*, 2008).

Cette étude s'insère dans le projet TIMEX (*Thermocline Induced Mixing Experiment*), qui a débuté en 2007. Le but de ce projet était d'évaluer les effets de l'abaissement expérimental de la thermocline sur différents paramètres biotiques et abiotiques d'un lac. La thermocline d'un des trois bassins du Lac Croche, situé sur le territoire de la Station de Biologie de l'Université de Montréal à St-Hippolyte, Québec, Canada, a été abaissée artificiellement pour simuler une augmentation des vents sur le lac. Cette manipulation a permis d'abaisser la thermocline à une profondeur de 7-8 m. Le bassin adjacent à celui manipulé a été séparé par un rideau de polyéthylène. La thermocline de ce bassin a été abaissée à 5-6 m par transfert de chaleur à travers le rideau. Ce bassin intermédiaire a donc permis d'évaluer l'effet d'une diminution des précipitations et donc, d'une baisse de l'apport de matière organique dans le lac. Les deux bassins expérimentaux ont été comparés à un bassin contrôle du même lac, dont la thermocline naturelle se situait autour de 4-5 m. De plus, l'échantillonnage a eu lieu pendant cinq années consécutives, dont deux années

contrôles, ce qui signifie que le mélange n'a pas eu lieu dans le bassin manipulé, et trois années expérimentales (avec mélange). L'objectif principal du projet de recherche présenté ici était d'évaluer l'effet d'un abaissement artificiel de la thermocline sur la dynamique des communautés de zooplancton dans le temps, plus précisément, sur la phénologie, la biomasse et la taille des individus du zooplancton. Les variables réponses suivies de façon hebdomadaire pendant la période sans glace étaient la composition taxonomique et la biomasse de zooplancton. Plusieurs paramètres physico-chimiques et biologiques (phytoplancton) ont été mesurés afin de comprendre le changement dans le temps des variables réponses.

Cette étude est unique en son genre car elle a permis d'évaluer non seulement l'augmentation du régime des vents sur les lacs, mais aussi un autre scénario climatique plausible, celui d'une baisse des précipitations qui mène à une eau plus claire et donc, à un abaissement de la thermocline. Ces deux scénarios sont probables dans le futur et permettent ainsi d'évaluer les conséquences d'un abaissement de la thermocline avec et sans mélange accru. De plus, l'approche expérimentale permet d'obtenir plus rapidement des résultats sur les effets potentiels occasionnés par les changements climatiques ou les activités anthropiques près des plans d'eau par rapport à une étude descriptive qui doit s'étendre sur plusieurs décennies. En outre, peu d'études expérimentales (e.g. Berger *et al.*, 2010 ; Berger *et al.*, 2007) de ce genre se sont attardées à l'évaluation de la dynamique des communautés de zooplancton dans le temps.

Ce mémoire contient deux chapitres. Le premier chapitre (Chapitre I) constitue une revue de la littérature sur la théorie de base de cette étude ainsi que la méthode utilisée pour abaisser la thermocline du lac. Il permet donc de situer l'étude dans son contexte actuel. Le deuxième chapitre (Chapitre II) est écrit en anglais sous la formule d'un article scientifique à des fins de publication. Il répond à l'objectif de cette étude mentionné précédemment.

CHAPITRE I

REVUE DE LITTÉRATURE

Cette recherche présente les effets potentiels d'une modification de la stratification thermique et de son mélange associé sur la dynamique des communautés de zooplancton à travers le temps. En premier lieu, l'abaissement potentiel de la thermocline selon deux scénarios des changements climatiques et la méthode utilisée pour l'abaissement de la thermocline dans un bassin du Lac Croche seront discutés. Deuxièmement, des études comparables à cette étude seront présentées. Les bases de l'écologie et de la phénologie du zooplancton seront ensuite étudiées. Finalement, seront examinés les effets potentiels sur le zooplancton d'une telle perturbation physique de l'environnement.

1.1 Abaissement potentiel de la thermocline et mélange expérimental utilisé

1.1.1 Abaissement de la thermocline par l'augmentation des vents

Les modèles des changements climatiques prédisent une hausse de la fréquence des orages violents et des orages tropicaux se dirigeant vers les pôles (GIEC, 2007). Ces modifications climatiques auront donc comme conséquence d'augmenter le régime des vents frappant la surface des lacs tempérés. La vitesse de vent maximale sur la région des Laurentides est présentement d'environ 10 m/s. Cette vitesse maximale provoque un abaissement de la thermocline autour de 3,5 m à 4 m au printemps, une profondeur naturelle pour le Lac Croche. Selon le modèle de

Gorham et Boyce (1989), si la vitesse maximale du vent passe à 22 m/s dans la région du Lac Croche, la thermocline passerait de 4 m à 7 m environ, ce qui est juste au-dessous de la zone photique pour le Lac Croche. Une augmentation des vents maximaux à 35-40 m/s serait suffisante pour causer une déstratification complète de la colonne d'eau. L'appareil utilisé pour abaisser la thermocline du lac à l'étude suit d'ailleurs le modèle d'abaissement de la thermocline suite à une augmentation des vents de Gorham et Boyce (1989) (Cantin, 2009).

1.1.2 Abaissement de la thermocline suite à un changement de précipitations

Un changement dans le régime des précipitations est également un scénario à prévoir dans le futur. Les modèles climatiques prédisent d'ailleurs des périodes de sécheresse intense plus fréquentes (GIEC, 2007). Une baisse de la fréquence et de la quantité des précipitations pourrait réduire la quantité d'eau chargée en matière organique se dirigeant vers les lacs. En effet, les cours d'eau reçoivent une grande quantité de matière organique en provenance du bassin versant par lessivage des eaux de pluies ou de fonte de la neige. Cette matière organique sert d'écran solaire dans les lacs en limitant la pénétration des rayons ultraviolets (Scully et Lean, 1994). Par conséquent, les lacs qui reçoivent moins de matière organique deviennent plus clairs et leur thermocline s'abaisse alors plus profondément (Gunn *et al.*, 2001 ; Schindler, Parker et Stainton, 1996 ; Schindler *et al.*, 1996). Dans ce scénario, le vent n'est pas pris en compte, ce qui pourrait donc abaisser la thermocline moins profondément que le ferait une hausse de la vitesse maximale des vents. La profondeur de la thermocline pourrait donc se situer au-dessus de la zone euphotique, c'est-à-dire autour de 5 m à 6 m pour le Lac Croche.

1.1.3 Mélange expérimental utilisé

Une éolienne aquatique a été utilisée pour mélanger mécaniquement la colonne d'eau d'un des trois bassins du Lac Croche. Cet appareil utilise l'énergie

solaire pour apporter l'eau qui se trouve au-dessous de la thermocline à la surface du lac. Cette action crée donc un mélange physique dans le lac et abaisse par la même occasion la thermocline. La figure 1.1 montre le fonctionnement de l'éolienne aquatique.

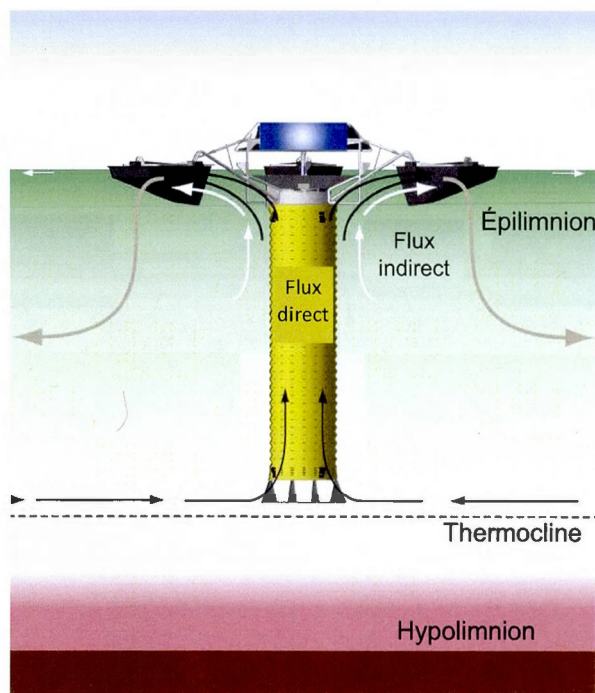


Figure 1.1 Fonctionnement de l'éolienne aquatique (SolarBee®) utilisée pour le mélange expérimental (figure modifiée de Medora Corporation, 2012).

Cet appareil est normalement utilisé dans les étangs urbains, les réservoirs d'eau potable et les lacs d'épuration. Il peut même être employé dans les estuaires pour améliorer la qualité de l'habitat dans lequel sont déversées de grandes quantités d'eau usée. Selon la compagnie qui la fabrique, l'éolienne aquatique permet de contrôler la biomasse des cyanobactéries, de réduire les problèmes d'odeur et de goût de l'eau potable, de réduire les risques sur la santé publique et de réduire la croissance des plantes aquatiques invasives et des algues filamenteuses. Cet appareil permet également d'améliorer l'habitat des poissons, l'esthétique du milieu et les

niveaux d'oxygène dissous et de pH. Il est aussi mentionné que son utilisation hypolimnétique préviendrait une accumulation de différents éléments comme le Mn, Fe, H₂S et le méthylmercure (Medora Corporation, 2012).

Pour cette expérience, le tuyau de l'appareil qui récolte l'eau en profondeur a été placé à 8 m, ce qui a permis d'abaisser la thermocline entre 7 m et 8 m pendant la saison estivale. Le bassin adjacent à celui où l'appareil a été installé, a également connu un abaissement de la thermocline à cause d'un transfert de chaleur à travers le rideau installé pour séparer ces deux bassins. La thermocline de ce bassin intermédiaire se situait autour de 5-6 m. L'expérience a donc permis de tester les deux scénarios potentiels d'abaissement de la thermocline des lacs tempérés, soit 1) une augmentation du régime des vents, et 2) une diminution des précipitations.

1.2 Études pertinentes sur le sujet

Depuis les dernières années, plusieurs études ont été menées afin d'examiner le rôle de la stratification thermique, la stabilité et la turbulence sur l'interaction entre les communautés de plancton et les aspects physico-chimiques des lacs. Par exemple, il est bien connu que le phénomène El Niño affecte le mélange de l'océan Pacifique et a ainsi des effets majeurs sur la dynamique du plancton. Il a d'ailleurs été démontré que la croissance accrue du phytoplancton suivant les années El Niño influence l'entière du réseau trophique dans les écosystèmes marins (Chavez *et al.*, 1999). Une panoplie d'études ont aussi examiné les effets du mélange et de la turbulence sur le plancton dans les écosystèmes marins (Metcalf, Pedley et Thingstad, 2004 ; Petersen, Sanford et Kemp, 1998 ; Visser et Stips, 2002). Dans les eaux continentales, plusieurs expériences ont été effectuées en mésocosmes pour comprendre les conséquences d'un changement de stratification thermique, du mélange ou de la turbulence sur le plancton (Beisner, 2001a ; Beisner, 2001b ; Berger *et al.*, 2007 ; Berger *et al.*, 2010 ; Berger, Diehl and Kunz, 2006 ; Metcalfe, Pedley et Thingstad,

2004 ; Petersen, Sanford et Kemp, 1998 ; Rhew *et al.*, 1999 ; Weithoff, Lorke et Walz, 2000). Par ailleurs, certaines études ont considéré les effets d'une modification de la stratification thermique et du mélange sur des lacs naturels (Antenucci *et al.*, 2005 ; Huisman *et al.*, 2004), mais elles ont examiné uniquement le phytoplancton. À l'échelle d'un lac, des expériences ont été effectuées sur l'effet de la déstratification complète d'un lac par aération de l'hypolimnion de réservoirs (Becker, Herschel et Wilhelm, 2006 ; Heo et Kim, 2004). Toutefois, cette technique diffère de celle utilisée dans l'expérience présentée ici et induit des changements écosystémiques non naturels par l'addition d'air dans l'environnement. Plus récemment, un groupe de chercheurs ont abaissé expérimentalement la thermocline d'un lac naturel dans le sud de la Finlande par un mélange physique. Cependant, ils se sont concentrés seulement sur les dynamiques du mercure (Verta *et al.*, 2010) ainsi que sur les conséquences physiques et chimiques (Forsius *et al.*, 2010) d'un abaissement artificiel de la thermocline. D'autres études conduites dans les lacs boréaux, incluant une de notre groupe (Cantin *et al.*, 2011), ont considéré les effets d'un abaissement artificiel de la thermocline sur la composition taxonomique et l'abondance du plancton ainsi que sur leur distribution verticale (Cantin *et al.*, 2011 ; Lydersen *et al.*, 2008). Toutefois, à notre connaissance, les effets d'un abaissement de la thermocline sur la dynamique de communauté dans le temps n'ont jamais été examinés à l'échelle d'un lac.

1.3 Écologie de base du zooplancton

Les classes de taille sont souvent utilisées pour décrire le zooplancton. En limnologie, cette guilda est divisée en deux classes : le microzooplancton (<200 µm en longueur) et le macrozooplancton (>200 µm). Les deux groupes taxonomiques majeurs de zooplancton lacustre sont les rotifères et les crustacés, qui sont à leur tour séparés en deux grands groupes, les cladocères et les copépodes (Kalff, 2003 ; Wetzel, 1983).

Les rotifères (embranchement *Rotifera*) sont les principaux composants du microplancton, mais ils varient grandement en taille. Ces organismes sont les plus importants invertébrés multicellulaires possédant un corps mou dans les communautés de plancton lacustre (Kalff, 2003). Les rotifères ont un cycle de vie court qui est fortement relié aux conditions de température, aux ressources et à la photopériode. Ils peuvent s'adapter rapidement à des changements environnementaux, ce qui en fait des organismes ayant des réponses plutôt stochastiques. De plus, leur reproduction se fait principalement par parthénogenèse. En général, les organismes appartenant à cet embranchement s'alimentent par filtration. Les genres les plus communs sont omnivores et se nourrissent de picoplancton, de petits flagellés et de ciliés. Cependant, certains genres tendent à sélectionner de plus grandes particules dans leur alimentation, incluant des crustacés. Généralement, la taille des rotifères détermine la taille de leurs proies (Kalff, 2003 ; Wetzel, 1983). Dans le lac à l'étude, les genres les plus communs sont : *Asplanchna*, *Conochiloides*, *Chonochilus*, *Filinia*, *Gastropus*, *Kellicotia*, *Keratella*, *Synchaeta* et *Trichocerca*.

Les cladocères (sous-ordre *Cladocera*) sont généralement couverts d'un manteau rigide de chitine qui se nomme la carapace. La plupart des organismes appartenant à ce groupe s'alimentent par filtration, mais ils peuvent sélectionner les particules en se basant sur leur taille, leur disponibilité, leur forme et leur qualité nutritionnelle. Toutefois, certains genres comme *Polyphemus* et *Leptodora* sont des organismes prédateurs. Les cladocères ont un temps de génération plus long que les rotifères et se reproduisent la plupart du temps par parthénogenèse avec des œufs diploïdes (2N). Toutefois, des œufs haploïdes (N) et des mâles peuvent être produits sous des conditions défavorables. Même si leur cycle de vie est plus long que celui des rotifères, ce sont tout de même des organismes à cycle de vie plus court que les copépodes (Kalff, 2003 ; Wetzel, 1983).

Les copépodes (Classe *Copepoda*) se reproduisent sexuellement et ont le plus long cycle de vie parmi le zooplancton lacustre (Kalff, 2003 ; Wetzel, 1983). En effet, les copépodes ont cinq ou six stades nauplii et cinq stades copépodites avant d'atteindre le stade adulte (Santer et Lampert, 1995). Par conséquent, ils réagissent plus lentement aux changements des conditions biotiques et abiotiques. La température est un des facteurs importants influençant le taux de développement de tous les stades de vie (Vijverberg, 1980). Les copépodes sont divisés taxonomiquement en trois ordres : les cyclopoides, les calanoides et les harpactacoides. Les cyclopoides sont généralement carnivores, mais leur diète peut également être composée d'algues, de bactéries et de détritus. Longtemps considérés exclusivement herbivore, les calanoides sont maintenant classifiés comme omnivores, s'alimentant autant de rotifères et de ciliés que d'algues, de bactéries et de détritus. Leur stade, leur sexe, la saison et la disponibilité de la nourriture sont tous des facteurs pouvant influencer la diète des cyclopoides et des calanoides. Le troisième groupe, les harpactacoides, ne seront pas considérés dans cette recherche puisque qu'ils sont principalement benthiques (Kalff, 2003 ; Wetzel, 1983).

Les larves d'insectes sont aussi communes dans les lacs et peuvent donc être incluses dans le zooplancton. Les larves de diptères du genre *Chaoborus* influencent de façon importante la communauté de zooplancton par la prédation (Kalff, 2003 ; Wetzel, 1983). Les espèces et genres de tous les différents groupes de zooplancton présents dans le lac à l'étude ainsi que certaines caractéristiques associées à chaque taxon sont présentés dans l'appendice A.

1.4 Succession saisonnière du zooplancton

La succession en espèces est un important phénomène observé dans tous les écosystèmes et est définie comme le changement dans le temps de la composition en espèce au sein de la communauté, puisque les conditions environnementales et les

ressources changent (Lampert et Sommer, 2007 ; Townsend, Begon et Harper, 2003). Dans les lacs tempérés, la succession du zooplancton est grandement influencée par la succession du phytoplancton comme le décrit le modèle PEG. Ce modèle verbal illustre la séquence des changements saisonniers des communautés de phytoplancton et de zooplancton dans un lac dimictique idéal (Sommer *et al.*, 1986).

Après la fonte de la glace du lac au printemps, le phytoplancton croît rapidement puisque la lumière ainsi que les nutriments deviennent disponibles. Ensuite, vient la phase d'eau claire (*Clear-water phase*) durant laquelle la biomasse de phytoplancton diminue à cause de l'importance de l'herbivorie. De grands herbivores à haute efficacité et à cycle de vie rapide, soient le genre *Daphnia*, dominant alors la communauté de zooplancton. Une grande communauté de rotifères est également présente pendant cette phase. Subséquemment, les ressources diminuent, ce qui entraîne une plus forte compétition entre les zooplanctons herbivores et une plus forte pression des prédateurs. La compétition et la prédation accélèrent le déclin des populations de zooplancton herbivore. Les populations de phytoplancton peuvent alors commencer à construire leur biomasse estivale à cause de la disponibilité des nutriments et d'une réduction de la pression d'herbivorie. Une fois que les biomasses estivales sont établies, les communautés de phytoplancton et de zooplancton suivent un patron similaire, avec une dominance en espèces qui sera différente dépendamment des facteurs abiotiques et biotiques. En été, ce sont majoritairement des espèces à cycle plus lent, comme les copépodes, qui vont dominer les communautés. Les facteurs biotiques et abiotiques qui influencent la composition des communautés de plancton incluent la disponibilité des ressources spécifiques, l'interaction entre les espèces (e.g. compétition, prédation), la structure de l'environnement physique (e.g. température) et les interactions entre ces différents facteurs (Sommer *et al.*, 1986).

Les modifications thermiques dans les lacs peuvent avoir autant des effets indirects que directs sur le plancton pélagique. Indirectement, les effets se produisent par un changement de la structure de l'habitat qu'occasionne la stratification thermique, tandis que les changements de température vont affecter directement la physiologie et le comportement du plancton (Anneville *et al.*, 2010). La température et les réserves de nourriture sont d'ailleurs deux facteurs considérables pouvant influencer la compétition entre les espèces, affectant par le fait même la succession du zooplancton. Plusieurs prédateurs sont également sensibles aux changements thermiques. La succession du zooplancton pourrait par conséquent être affectée par les changements de pression de prédation qui en découlent. De plus, la température est un facteur considérable dans la vitesse de développement des organismes planctoniques. Généralement, plus la température est élevée, plus le développement des organismes est rapide (Feniova et Zilitinkevich, 2012 ; Maier, 1989), ce qui peut ainsi influencer la phénologie du zooplancton. La température est également un facteur critique pour l'émergence des œufs dormants des espèces de *Daphnia* (Caceres, 1998). Des modifications de la stratification thermique des lacs à travers les changements climatiques ou les activités anthropiques pourraient donc avoir des conséquences majeures dans la dynamique des communautés de zooplancton.

1.5 Effets potentiels de l'abaissement de la thermocline et du mélange sur les communautés de zooplancton

La stratification thermique et le mélange induit dans l'épilimnion par cette stratification ont potentiellement d'importants effets sur les communautés de zooplancton. Certaines espèces pourraient bénéficier des changements d'une stratification thermique et d'un mélange dans leur environnement. Inversement, d'autres organismes pourraient être désavantagés face à un tel changement. La réponse dépendra principalement des caractéristiques écologiques de chaque espèce de zooplancton. Dans les rivières, des études ont montré que les groupes de

zooplancton de faible taille individuelle (rotifères, petits copépodes, *Bosmina*) sont généralement plus tolérants à la turbulence que les grandes espèces de cladocères (Basu et Pick, 1996 ; Pace, Findlay et Lints, 1992). Une turbulence qui accompagne un mélange plus profond peut aussi influencer l'alimentation des zooplanctons. La turbulence augmente la suspension des particules dans l'eau qui peuvent ainsi interférer avec la détection sensorielle des proies par les prédateurs. D'un autre côté, la turbulence permet d'augmenter le taux de rencontre entre prédateurs et proies (Lewis et Pedley, 2001 ; Visser *et al.*, 2001). Toutefois, le temps de consommation des proies est plus long dans un environnement turbulent (Lewis et Pedley, 2001 ; Visser et Stips, 2002). Les effets que peuvent avoir le mélange (et la turbulence associée) dépendent grandement des caractéristiques comportementales de chaque espèce et de la motilité des prédateurs et des proies (Kiorboe et Saiz, 1995 ; Lewis et Pedley, 2001). Certaines espèces peuvent d'ailleurs s'adapter à une augmentation de la turbulence en modifiant leur comportement par une migration verticale ou un changement dans la sélection des proies (Visser et Stips, 2002). Selon Visser *et al.* (2001), la turbulence affecte négativement l'acquisition de nourriture chez les copépodes qui s'alimentent par suspension dans la colonne d'eau. Par contre, les prédateurs qui chassent par embuscade peuvent bénéficier d'un environnement plus turbulent (Kiorboe et Saiz, 1995). Dans le lac à l'étude, Cantin *et al.* (2011) ont similairement trouvé que les cyclopoides (prédateurs par embuscade) sont favorisés par un abaissement de la thermocline et de son mélange associé. Donc, une modification de l'environnement qui augmente la profondeur du mélange pourrait conduire vers une dominance de ce groupe fonctionnel dans la communauté de zooplancton.

La dominance d'un groupe fonctionnel donné pourrait avoir des conséquences sur la biomasse totale de la communauté de zooplancton. Les effets qu'aura l'abaissement de la thermocline sur le phytoplancton pourraient aussi jouer un rôle important sur la biomasse totale de zooplancton. En effet, plus l'épilimnion se

mélange profondément, plus le phytoplancton passera de temps dans les eaux profondes et sombres. Un manque de lumière occasionnera donc une baisse de la production chez le phytoplancton, ce qui aura pour effet de diminuer les ressources de base du zooplancton. Berger, Diehl et Kunz (2006) ont d'ailleurs observé que la biomasse de zooplancton diminuait avec une augmentation de la profondeur de la thermocline.

Une couche d'eau mélangée plus profondément pourrait également modifier le moment des événements successifs au printemps dans la communauté de plancton. Un mélange plus profond tend à réduire l'importance du pic de phytoplancton et du pic subséquent de *Daphnia* au printemps (Berger *et al.*, 2010 ; Berger *et al.*, 2007). De plus, le moment de la phase d'eau claire (grande abondance d'herbivores) pourrait être devancée au printemps par une température plus chaude de la colonne d'eau puisque le mélange se fera plus profondément. En effet, la température de l'eau est un important facteur influençant le taux de croissance de la population d'importants herbivores comme les *Daphnia* (Berger *et al.*, 2007). Les espèces à croissance rapide (cladocères et rotifères) qui dominent la communauté au printemps, peuvent aussi être affectées par la durée de la période du couvert de glace sur le lac ainsi que la date à laquelle la glace disparaît du lac (Adrian *et al.*, 1999). En effet, les espèces de rotifères et cladocères atteignent leur biomasse maximale plus tôt suite à des hivers plus doux (Adrian *et al.*, 1999). Par conséquent, le climat hivernal ainsi que le climat printanier peuvent avoir une influence particulière sur le moment du pic de certains groupes d'espèces. Cependant, la magnitude du pic semble être indépendante de la durée du couvert de glace (Adrian *et al.*, 1999). Il s'avère que la température de l'eau est un facteur critique pour la dynamique du zooplancton durant la période du printemps (Berger *et al.*, 2010 ; Schallau *et al.*, 2008 ; Scheffer *et al.*, 2001), pendant laquelle l'eau est encore froide et que les ressources de haute qualité sont abondantes (Sommer *et al.*, 1986). Durant les mois d'été, les forces biotiques comme la compétition pour les ressources de haute qualité et la pression de prédation

deviennent d'importants régulateurs pour la phénologie du zooplancton (Sommer *et al.*, 1986).

Pendant l'été, les communautés de zooplancton sont surtout dominées par des espèces à croissance lente comme les copépodes. Ces organismes ont des cycles de vie beaucoup plus complexes que les cladocères et les rotifères (Adrian, Wilhelm et Gerten, 2006 ; Maier, 1989 ; Vijverberg, 1980). La variation des populations de copépodes est fortement reliée aux caractéristiques hydrodynamiques de la colonne d'eau, le cycle saisonnier du microplancton (phytoplancton et ciliés) et les caractéristiques de chaque espèce (Rodriguez *et al.*, 2000). La réponse de ces espèces face à un changement de stratification thermique et de mélange est donc complexe à prédire (Adrian, Wilhelm et Gerten, 2006 ; Nicolle *et al.*, 2012). Petersen Sandfort et Kemp (1998) ont montré que le mélange peut modifier le moment où la densité maximale des copépodes est atteinte. De plus, une altération des événements phénologiques au printemps ou un changement du climat printanier et hivernal pourraient avoir des effets de propagation dans le temps et ainsi affecter la phénologie des espèces estivales (Adrian *et al.*, 1999).

Selon Daufresne, Lengfellner et Sommer (2009), la modification de la phénologie des espèces est une des trois grandes réponses face aux changements climatiques avec un changement dans la distribution régionale des espèces ainsi que la réduction de la taille individuelle des organismes. En effet, il est bien connu que des températures plus chaudes produisent des organismes de plus petites tailles (Daufresne, Lengfeller et Sommer, 2009 ; Vijverberg, 1980). Dans une expérience d'abaissement de la thermocline, l'épilimnion se mélange plus profondément, mais sa température n'augmente pas. Conséquemment, la taille individuelle de la communauté de zooplancton ne devrait pas être réduite.

CHAPITRE II

THERMOCLINE DEEPENING CAUSES ALTERED ZOOPLANKTON PHENOLOGY, REDUCED BODY SIZE AND GREATER COMMUNITY BIOMASS IN A WHOLE LAKE EXPERIMENT

Ce chapitre a été rédigé en anglais sous la forme d'un article scientifique à des fins de publication. La rédaction ainsi que le processus scientifique précédant celle-ci ont été réalisés par J. Gauthier sous la direction de B. Beisner et la codirection de Y. Prairie. Ce chapitre répond à l'objectif du projet qui était d'évaluer les effets d'un abaissement de la thermocline sur la dynamique des communautés de zooplancton dans le temps.

2.1 Abstract

Thermal stratification, characterized by thermocline depth, is thought to be one of the key structuring physical factors for lake plankton. Climate changes (strong winds, frequent storms, intense droughts) and large-scale human activities around lakes (fires, logging) potentially lead to thermocline deepening in stratified lakes. The effects of thermocline deepening on zooplankton phenology, total biomass and mean body size were assessed in a whole-lake experiment. The thermocline of a three-basin north temperate lake was deepened in one basin to 7-8m using a lake mixer. Through heat transfer, the thermocline of the adjacent basin was deepened to 6-7m, and the third basin served as an unmanipulated control (4-5m deep thermocline). Zooplankton community dynamics were followed weekly in a control year (no manipulation) and two experimental years (with deepening). The BACI statistical protocol was used to assess the effects of three distinct treatments: thermocline deepening, deepening+mixing and mixing. In spring, zooplankton community dynamics were mainly indirectly affected by the treatments through sediment warming, with annual variation in spring climatic conditions having greater influence. In summer, thermocline depth was the main factor influencing zooplankton community changes, including greater total crustacean biomass. The biomass of *Tropocyclops prasinus* and *Bosmina longirostris* increased with thermocline deepening, leading to a decline in crustacean mean body size. Rotifer assemblages were dominated by species well-protected from predation during experimental years in mixing treatments. Our study suggests that while thermocline deepening accompanying global change in temperate lakes could lead to increases in secondary standing production, zooplankton prey resources for fish will decline because of shifts in community composition and body size.

2.2 Introduction

Thermal stratification features of temperate lakes in summer have potential importance for plankton community structure (Berger, Diehl and Kunz, 2006; Berger *et al.*, 2010; Cantin *et al.*, 2011; Longhi and Beisner, 2010; Lydersen *et al.*, 2008). Altered stratification, and in particular, thermocline depth is a likely outcome of climate change in north temperate regions through a number of direct and indirect mechanisms. Thermocline depth is determined primarily by the degree of water circulation in a lake through mixing by wind (France, 1997). Meteorological models predict an increase in the frequency of violent winds and storms (GIEC, 2007; Giorgi, Bi and Pal, 2004; Walker, 1991), as well as an increased tendency of tropical storms to reach higher latitudes (GIEC, 2007), thereby exposing temperate lakes to stronger winds and greater mixing. Furthermore, climate change models forecast higher air temperatures (GIEC, 2007), which could lead to an earlier onset of spring stratification and warmer surface waters (De Stasio *et al.*, 1996; Winder and Schindler, 2004) as well as more stable stratification (Winder and Schindler, 2004). Wind exposure depends greatly on topography, shore vegetation, the presence of islands and on lake morphometry itself (Kalff, 2003). Thus indirectly, increases in forest fire frequency with climate change and loss of tree cover near lakes will increase surface wind stress (Schindler, 2001) producing deeper spring mixing (Scully, Leavitt and Carpenter, 2000), leading to deeper thermoclines (France, 1997). Finally, climate change-induced alterations to precipitation patterns will also affect thermocline depths, with the direction of the effect depending on precipitation frequency. Runoff affects the terrestrial influx of colored dissolved organic carbon (DOC) to lakes. Ultimately, if lake waters become less stained with climate change (lower DOC because of infrequent precipitation), they will experience greater UV light penetration for longer, resulting in deeper thermoclines (Schindler, 2001). While changes in precipitation patterns are more difficult to model (GIEC, 2007) making the direction of change in thermocline depth difficult to predict, alterations in

thermocline depth as a critical physical feature of stratified lakes, have potential consequences for zooplankton communities that must be explored to fully understand climate change impacts on lakes. Because of their central position in lake food webs in structuring phytoplankton communities (McCauley and Briand, 1979; Sterner, 1989) while transferring energy to higher trophic levels like fish (Sommer *et al.* 1986), perturbation to zooplankton communities driven directly by change in thermal stratification could thus have repercussions on other components of the food web (Berger *et al.*, 2010; Platt, Fuentes-Yaco and Frank, 2003).

In recent years, several studies have examined the role of thermal stratification patterns and stability on the interaction between plankton community structure and lake physics and chemistry (e.g. Adrian, Wilhem and Gerten, 2006; Beisner, 2001a; Berger *et al.*, 2010; Berger *et al.*, 2007; Cantin *et al.*, 2011). Many experiments on the effects of altered thermal regimes, stratification and mixing on plankton communities have been conducted in mesocosms (Beisner, 2001a; Beisner, 2001b; Berger *et al.*, 2010; Berger *et al.*, 2007; Metcalfe, Pedley and Thingstad, 2004; Petersen, Sanford and Kemp, 1998; Rhew *et al.*, 1999; Weithoff, Lorke and Walz, 2000), although some have been conducted on lakes themselves (Antenucci *et al.*, 2005; Berger, Diehl and Kunz, 2006; Cantin *et al.*, 2011; Forsius *et al.*, 2010; Huisman *et al.*, 2004; Lydersen *et al.*, 2008; Verta *et al.*, 2010). Some of the studies conducted in lakes, including the forerunner of this current study (Cantin *et al.*, 2011), have considered the effect of an artificially deepened thermocline on composition, abundance and vertical distribution of plankton (Cantin *et al.*, 2011; Lydersen *et al.*, 2008). To date, however, no one has specifically examined the effects of thermocline alteration at a whole basin scale on zooplankton community dynamics and phenology through time.

Dynamical and phenological shifts in zooplankton in response to thermocline deepening may differ between spring and summer periods. Deeper mixing in spring has been shown in mesocosms to reduce the importance of the phytoplankton bloom

and reduce and/or delay the subsequent *Daphnia* peak (Berger *et al.*, 2010; Berger *et al.*, 2007) owing to the negative effect of water colder temperature on population-growth rates of important herbivores like *Daphnia* (Berger *et al.*, 2007; Caceres, 1998). However, time series studies have demonstrated that the duration of ice cover and the ice-off date also affect the spring dynamics of the dominant fast-growing species (cladocerans and rotifers) (Adrian *et al.*, 1999). Change through time in mean water temperature appears to be the critical factor for springtime zooplankton dynamics (Berger *et al.*, 2010; Schalau *et al.*, 2008; Scheffer *et al.*, 2001), affecting physiology and behaviour (Anneville *et al.*, 2010) in a period when lakes are still cold and high-quality food is abundant. During the summer months, biotic forces such as competition for limited high-quality food and predation pressure become more important drivers (Sommer, 1989).

Summer zooplankton communities of temperate lakes are often dominated by slow-growing species like copepods, which have more complex life cycle than cladocerans and rotifers (Adrian, Wilhem and Gerten, 2006; Maier, 1989; Vijverberg, 1980). Variation in copepod populations is strongly related to the hydrodynamic characteristics of the water column, the seasonal cycle of microplankton (phytoplankton and ciliates) and the ecological traits of each copepod species (Rodriguez *et al.*, 2000). The response to climate change of copepods is therefore more complex to predict and likely to be species-specific (Adrian, Wilhem and Gerten, 2006; Nicolle *et al.*, 2012). With respect to the phenology of zooplankton, greater mixing (such as with a deeper thermocline) may alter the timing of peak copepod densities (Petersen, Sanford and Kemp, 1998). Adrian, Wilhem and Gerten (2006) hypothesized that winter and spring conditions could further affect the phenology of summer species by propagating effects through time. The complexity and idiosyncracies inherent in the response of summertime zooplankton is likely why very few studies (e.g. Adrian, Wilhem and Gerten, 2006; Berger, Diehl and Kunz, 2006; Gerten & Adrian, 2002) to date have examined the effects of physico-

chemical changes associated with climate change on dynamics and phenology of these communities.

Overall, when considering the entire growing season (spring and summer) of dimictic north temperate lakes, a deeper thermocline and its related mixing should have the potential to greatly affect the biomass as well as successional patterns of zooplankton communities. Following the modelling results of Berger, Diehl and Kunz (2006), we hypothesize that zooplankton biomass will be lower with a deeper thermocline. This prediction arises because non-motile phytoplankton will spend more time in darker waters with increased mixing depth, leading to a decrease in phytoplankton biomass and thus less of a resource base for zooplankton. We further hypothesize, based on the observations in the preliminary work on this lake (Cantin *et al.*, 2011), that rotifers that are well-protected from predators through spiny appendages will be more abundant with thermocline deepening. A third hypothesis is an expectation for a differential response in cladocera versus copepod phenology with the experimental treatments. Corresponding to the preliminary study results, cladoceran species are expected to decline with thermocline deepening and mixing. The responses of copepods are more complex to predict because of their longer life cycle (Adrian, Wilhem and Gerten, 2006; Nicolle *et al.*, 2012). A final hypothesis addresses the conclusions of Daufresne, Lengfellner and Sommer (2009) who found that reduced body size is an important effect of climate change because of allometric temperature relationships. However, in our case, because thermocline deepening is mainly a redistribution of the temperature and not a warming of the epilimnetic water *per se*, we did not expect a reduction in body size.

This study reports on the effects of an experimental deepening of thermoclines with different mixing applications for zooplankton community dynamics. Responses in the plankton community under conditions of experimental thermocline deepening (7-8m depth) in one lake basin are compared with a more intermediate thermocline

depth (6-7m) in an adjacent basin, and to a normal thermocline depth (4-5m) in a control basin. The main goal was to assess the effect of a change in thermal stratification and the accompanying mixing on the zooplankton phenology, biomass and body sizes.

2.3 Materials and methods

2.3.1 Study site and experimental design

This study is part of TIMEX (Thermocline Induced Mixing Experiment), which began in 2007 with a control year (Cantin *et al.*, 2011). The experiment took place in Lac Croche (45°59'35"N 74°00'28"W) at the Station de Biologie des Laurentides in St-Hippolyte, Quebec, Canada. This headwater lake is meso-oligotrophic and its area is 0.19 km². Its watershed covers 0.7 km² and it is relatively undisturbed by anthropogenic activities. This lake was chosen because of the relative absence of human influences and because of its shape, with three relatively distinct basins. The control basin (B1) and the intermediate basin (B2) are separated by a narrow and shallow channel (2 m deep). B2 is separated from the manipulated basin (B3) by an island, a very shallow section (1 m deep) on the south side, and a shallow section of approximately 120 m wide and 6 m deep on the north side (Fig. 2.1). In November 2007, a black polyethylene curtain was installed in the larger opening between B2 and B3 to isolate the mixed basin from the rest of the lake. In years where mixing of B3 occurred, a deepening of the thermocline also occurred in B2 because of passive heat transfer. The three basins have maximum depths of 11-13 m. Sampling docks were anchored at the deepest point of each basin.

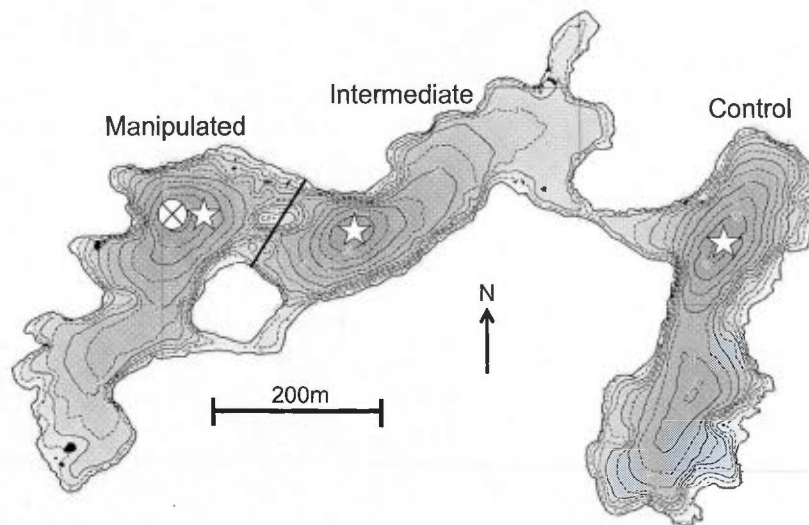


Fig. 2.1 Bathymetric map of Lac Croche. The stars represent the sampling docks, the black line represents the curtain and the circle with an X represent the location of the SolarBee®. The control, the intermediate and the manipulated basins are respectively B1, B2 and B3. Map was modified from the original by Richard Carignan, University of Montreal.

A “Before-After-Control-Impact” (BACI) experimental design was utilized (Stewart-Oaten, Murdoch and Parker, 1986), an approach that controls for the effect of natural variation between the basins. The original “Before” year was 2007 when only preliminary sampling every two weeks on a reduced number of variables was carried out (see Cantin *et al.*, 2011). A second “Before” control year occurred in 2011 with no mixing but more intensive sampling than had been done in 2007. A statistical comparison (Student t-test) of the biomass of major zooplankton groups between the two control “Before” years showed that 2011 had similar overall dynamics to the true pre-experimental year in 2007 (Appendix B). Years in which experimental mixing occurred (2008-2010) were the “After” years, with sampling occurring fortnightly in 2008 and weekly in 2009 and 2010. In all years, B1 was the “Control” basin and B3 and B2 were the “Impact” basins. To experimentally deepen the thermocline in B3, we used a solar powered lake mixer (H2O Logics Inc., Sherwood Park, Alberta). The

mixer has an electric motor-driven propeller that brings water from a desired depth (8m in our case) to the lake surface. The mixing effect of this action simulates the deepening of the thermocline that would be induced by increased wind (Cantin *et al.*, 2011; Gorham and Boyce 1989). The lake mixer was installed on the ice surface during winter 2008. For all experimental years (2008-2010), the mixer was started up immediately after ice-out (early May) and stopped in mid-October, except for 2008 when it was stopped at the end of August. In October 2010, the mixer was removed completely from B3 to prevent the formation of an artificial habitat for unwanted periphytic organisms during the control year 2011. The preliminary years 2007 and 2008 will not be considered further because sampling occurred less frequently and intensively (for more information, see Cantin *et al.*, 2011).

2.3.2 Sampling

2.3.2.1 Schedule

Biotic and abiotic variables were sampled weekly at approximately the same time of day from each sampling dock during the ice-free season. Sampling periods were as follows: May 27th (day 147) to September 30th (day 273) 2009, May 12th (day 132) to September 29th (day 272) 2010 and May 11th (day 131) to September 28th (day 271) 2011.

2.3.2.2 Environmental variables

A YSI-6600 multi-sonde was used to measure temperature, dissolved oxygen (DO), pH and conductivity at every 0.5 m over the entire water column. Light sensors with a LI-1400 data logger (LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA) were used to measure photosynthetically active radiation (PAR) at every 0.5 m to determine the depth of 1% of ambient light (light attenuation, K). For total organic carbon (TOC) and total phosphorus (TP), water was sampled with a peristaltic pump at every two meters between 0 m and 8 m (between 0 m and 10 m in 2011). The samples were then

analyzed in the laboratory. TOC was analyzed by 1010 TOC Analyzer or Aurora 1030W TOC Analyzer (OI Analytical). TP was measured using the ascorbic acid-molybdate reduction method (Griesbach & Peters, 1991) after persulfate oxidation and autoclaving. A submersible spectrofluorometer (FluoroProbe, bbe-Moldaenke, Kiel, Germany) was used to estimate total phytoplankton biomass fluorometrically as chlorophyll *a* (chl-*a*) in profile.

2.3.2.3 Zooplankton community composition

To assess zooplankton community composition and abundances of each species over time, vertical nets hauls were taken in each basin from 1 m above the sediments through the entire water column with a 54 μm -mesh net (diameter of 30 cm and length of 150 cm). Soda water was used to anaesthetize the animals, which were then preserved in 70% ethanol. In the lab, the entire sample was diluted to a total volume of 100 mL using distilled water and a 2 mL sub-sample was taken using a Hensen-Stempel pipettor from a well-mixed sample. Rotifers and crustaceans were identified and counted using an Olympus inverted microscope (100X magnification) and subsequent 2 mL sub-samples were taken until a minimum of 200 to 300 total individuals was counted for each group (rotifers and crustaceans). For each species, standard length measurements of approximately 20 individuals were taken at the moment of each summer when each was most abundant to allow estimations of biomass in dry weight (μg) using standard length-weight relationships (McCauley, 1984). The biomass of juvenile copepod stages (not identified to species) was attributed to each copepod species in relative proportion to standing adult biomasses of the different species prior to statistical analyses unless otherwise stated.

2.3.3 Data processing and statistical analyses

Thermocline depth was calculated from the temperature profiles obtained with the YSI-sonde. The upper metalimnion limit was considered the depth at which the temperature began to decline more than 1°C per meter and the lower metalimnion

limit was where temperature started to decline again at a rate less than 1°C per meter; the midpoint of these two limits giving the thermocline depth. The date of ice-off was recorded as the date ice was completely absent from the lake surface in spring. Because of variation in the physical conditions in the different basins through time, we examined response variables for two distinct parts of the growing season: (i) spring period: from the ice-free date to the date thermocline depth reached the entire sampling period mean value ($\text{day}_{\text{thermo}}$), and (ii) summer period: from $\text{day}_{\text{thermo}}$ through the end of sampling in late September.

The BACI statistical protocol (Stewart-Oaten, Murdoch and Parker, 1986) was used to assess the independent and combined effects of mixing and of thermocline deepening on several response variables in the zooplankton communities (community composition over time, mean total biomass, mean total biomass of indicator species and mean individual adult body size) and on environmental variables (temperature and chlorophyll biomass). Differences in response variables were calculated for each pair of basins by date. These were calculated to assess treatment effects of deepening (B2-B1), deepening+mixing (B3-B1) and mixing alone (B3-B2) and the differences became the new response variables to compare statistically through pair-wise Student t-tests of the experimental years and the control (“Before”) year (2011). Data was normalized with the Box-Cox method (library *car* in R) when necessary to meet normality assumptions prior to statistical analyses. All statistical analyses were performed using R statistical software v. 2.13.2.

2.3.3.1 Community composition

Multivariate partial redundancy analysis (partial RDA) was used to assess the differences in crustacean and rotifer community succession in each treatment, with time (day of year) as a covariate (library *vegan* in R). This analysis helped us identify the potential environmental drivers of change, as well as indicator species for

differences between treatments. Because the ice-off date was not identical between years, it was included as a covariate in the partial RDA to account for the effect of differences in the starting point of growing season. For the summer period, $\text{day}_{\text{thermo}}$ was not included as a covariate because there was no significant inter-annual variation (See Results). Because of the lack of responses in the two different periods for rotifer communities, partial RDA were done on the entire sampling season (all dates). The environmental matrix for the RDA included: thermocline depth, depth of 1% of ambient light (z), water temperature ($^{\circ}\text{C}$), DO (mg/L), TOC (mg/L), TP ($\mu\text{g/L}$), chlorophyll a (chl- a) ($\mu\text{g/L}$) and maximum chl- a across depth ($\mu\text{g/L}$). Temperature, DO, TOC and TP represented the average of the entire water column on each sampling date. Chl- a was the mean value calculated to 7m of depth, which was approximately the limit of the euphotic zone. The value of maximum chl- a was taken from across the entire water column. Environmental data were normalized with the Box-Cox method before inclusion in the partial RDA analyses when possible. For the summer period only, the thermocline depth and the mean water column temperature were highly correlated (>0.9) and we thus removed water column temperature because thermocline depth is the focal element of our experiment. A backward selection procedure was used to select the best environmental variables to explain changes between control and experimental years. The statistical significance of each partial RDA model was tested by permutation tests (999 permutations) on the F -ratio. Additionally, the F -ratio of the axes was compared with the 999 permutations to determine the statistical significance of each axis. Crustacean and rotifer biomasses were Hellinger-transformed prior to partial RDA analyses so as to ensure the same contribution effects of abundant and rare species.

2.4 Results

2.4.1 Ice-off and Thermocline depth

The date of ice-off differed between years, occurring earliest in experimental year 2010 and latest in the control year 2011. The dates of ice-off are: April 25 (day 115) in 2009, April 16 (day 106) in 2010 and May 8 (day 128) in 2011. Seasonally, thermoclines deepened over time in all basins with the seasonal mean depth ($\text{day}_{\text{thermo}}$) always being reached around the same date: July 22 (day 203) for 2009, July 21 (day 202) for 2010 and July 22 (day 201) for 2011 (Fig. 2.2). In the control basin (B1), thermocline depth was similar across all years with an average of 4 m to 4.6 m (Fig. 2.2). In the control year (2011), thermocline depth was similar across all basins with an average of 4.5 m. However, in the experimental years thermocline depth in the manipulated basin (B3) reached 7.7 m (2009) and 7.2 m (2010). In the intermediate basin (B2), thermocline depths reached 6.7 m (2009) and 5.8 m (2010) (Fig. 2.2).

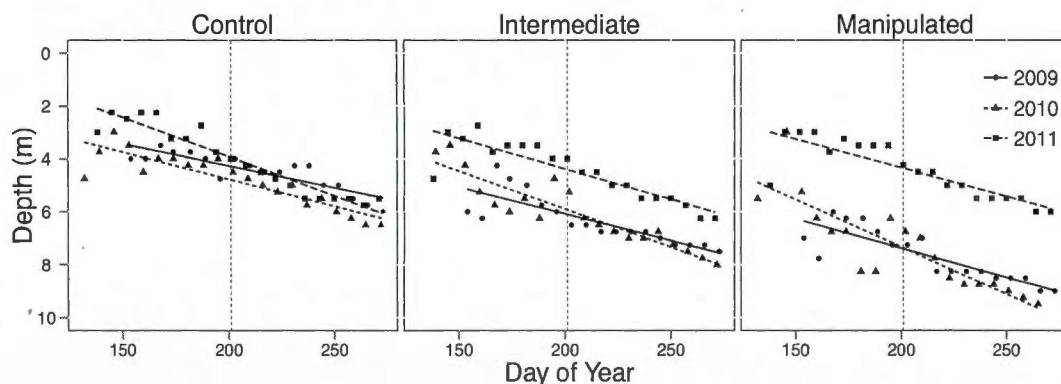


Fig. 2.2 Thermocline depth for control (2011) and experimental (2009-2010) years over time in each basin. The vertical dashed line represents the day of year at which the thermocline depth reached the average for the entire sampling period.

2.4.2 Mean water column temperature

As a consequence of thermocline deepening, overall mean water column temperature was greater in the manipulated basin, especially during the summer. Mean column temperatures increased by 2.5°C in spring and 4°C in summer in the deepening+mixing treatment (B3-B1) in the two experimental years (Table 2.1). Similarly, although the differences were not as great, the mean water column temperature of the intermediate basin was significantly higher than the control (B2-B1) and the manipulated basin was higher than the intermediate (B3-B2) in both spring and summer periods (Table 2.1).

2.4.3 Chlorophyll

Significant increases in chl-a were generally observed only in 2010 and especially in the summer (Table 2.1). Summer chl-a was significantly higher in both experimental years for the mixing treatment but only in 2010 for the two deepening treatments (Table 2.1). Spring chl-a was only significantly greater in the deepening+mixing treatment in 2010 (Table 2.1).

Table 2.1 Mean (\pm SE) and *P*-values from *t*-tests for treatment year effects (vs. control year) on the differences between basins for temperature (shaded) and chlorophyll-*a* biomass (white) for the spring and summer periods.

Response Variable	Means (SE)			<i>P</i> values	
	2009	2010	2011	2009/2011	2010/2011
(a) B2-B1 (deepening)					
Temp. in spring	1.66 (0.18)	0.92 (0.21)	0.92 (0.16)	0.003	ns
Temp. in summer	2.30 (0.20)	1.77 (0.15)	0.29 (0.07)	<0.0001	<0.0001
Chl- <i>a</i> in spring	-0.32 (0.25)	0.40 (0.23)	-0.15 (0.37)	ns	ns
Chl- <i>a</i> in summer	-0.36 (0.41)	0.93 (0.10)	-0.94 (0.22)	ns	<0.0001
(b) B3-B1 (deepening+mixing)					
Temp. in spring	2.93 (0.34)	2.05 (0.39)	0.83 (0.12)	<0.0001	0.03
Temp. in summer	3.92 (0.32)	4.04 (0.23)	0.57 (0.10)	<0.0001	<0.0001
Chl- <i>a</i> in spring	-0.15 (0.22)	0.82 (0.31)	-0.14 (0.25)	ns	0.03
Chl- <i>a</i> in summer	-0.02 (0.40)	1.28 (0.11)	-1.01 (0.21)	0.09*	<0.0001
(c) B3-B2 (mixing)					
Temp. in spring	1.27 (0.20)	1.13 (0.20)	-0.09 (0.10)	<0.0001	<0.0001
Temp. in summer	1.62 (0.13)	2.27 (0.11)	0.28 (0.07)	<0.0001	<0.0001
Chl- <i>a</i> in spring	0.17 (0.24)	0.42 (0.11)	0.01 (0.25)	ns	ns
Chl- <i>a</i> in summer	0.34 (0.08)	0.35 (0.06)	-0.07 (0.05)	<0.0001	<0.0001

Note: Means were calculated across dates in spring or summer. Chlorophyll-*a* biomass is the mean value over the euphotic zone and temperature over the entire water column. An asterisk indicates a marginally ($P < 0.1$) significant difference.

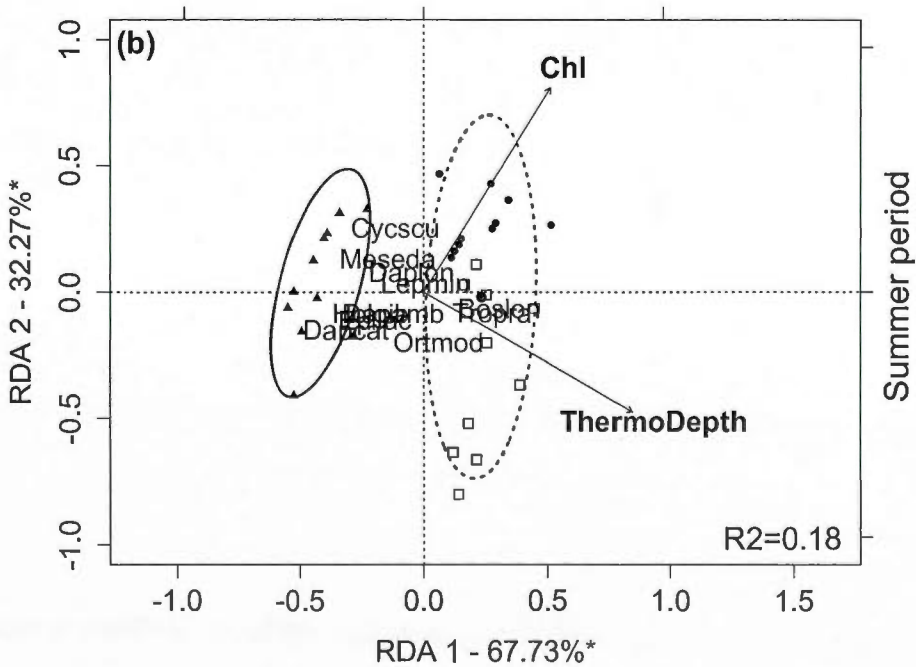
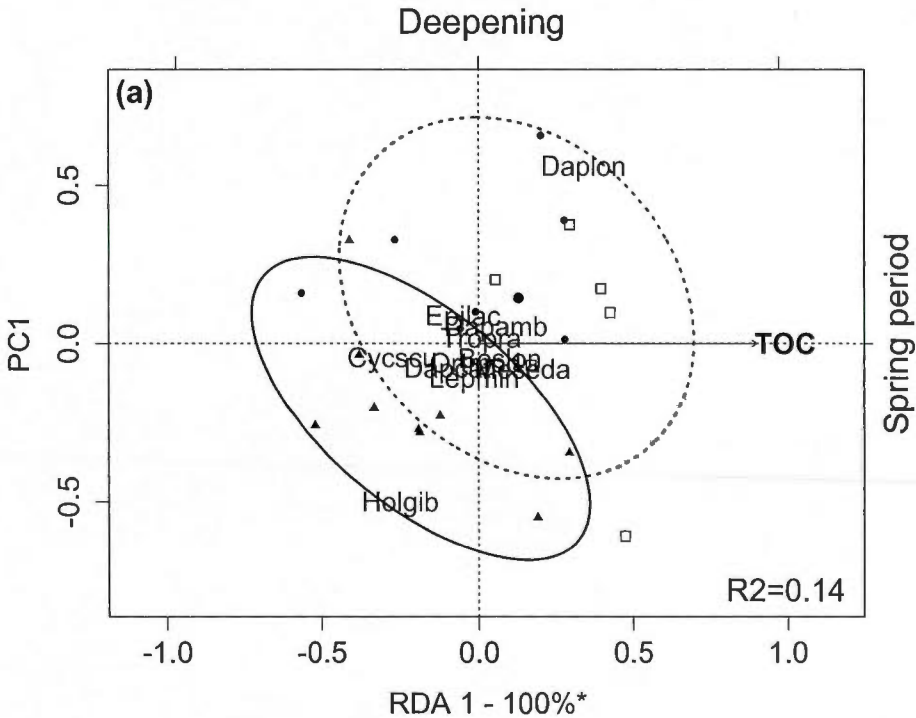
2.4.4 Environmental drivers of zooplankton community changes

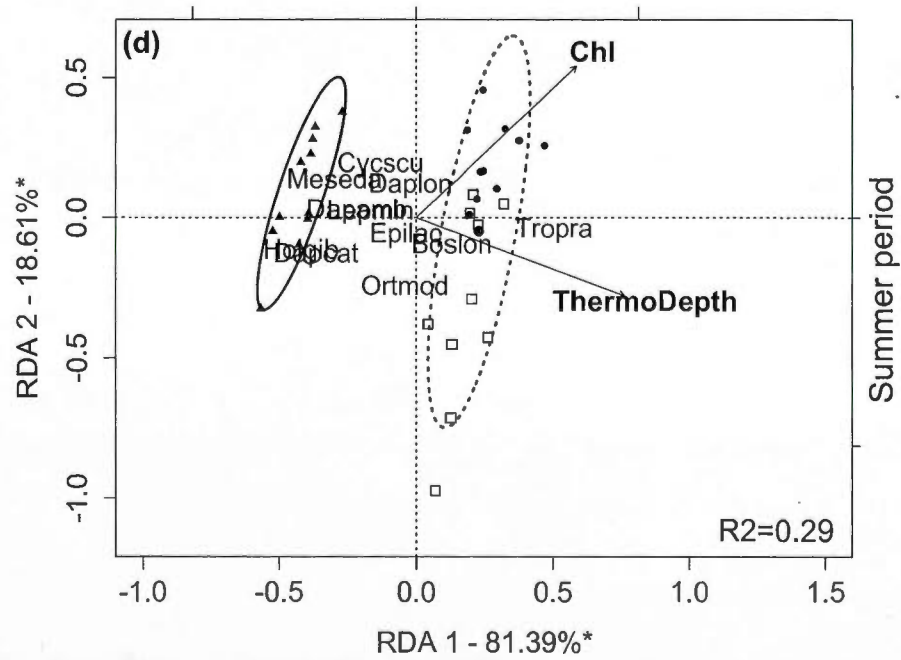
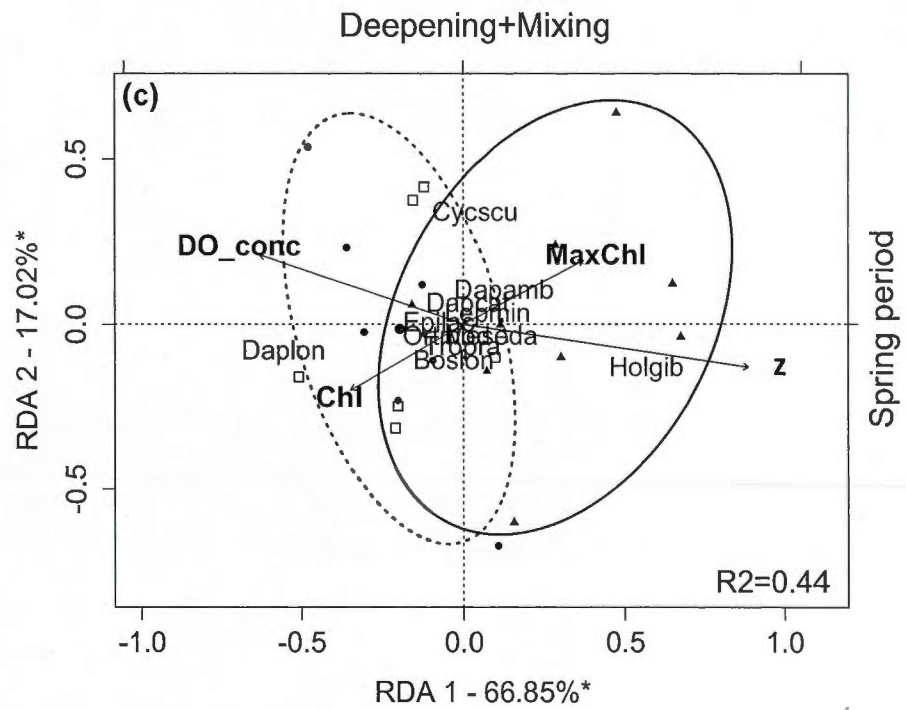
From the spring RDA biplots (Fig. 2.3a,c,e), the crustacean communities in the control and experimental years overlapped greatly in all treatments (Fig. 2.3a,c,e). Primary environmental factors identified as drivers of spring period phenology were dissolved oxygen, chl-a, chl-a maximum, depth of 1% of light and TOC. Thermocline depth was notably not a primary factor influencing the differences between sampling years in the spring period (Fig. 2.3a,c,e).

In the summer, the control and experimental years were completely isolated from each other in canonical (RDA) space (ellipses did not overlap) (Fig. 2.3b,d,f). For this period, thermocline depth was the major factor identified in driving the separation between crustacean communities between experimental and control years in all treatments. Chl-a was also identified as an important environmental factor for deepening and deepening+mixing treatments (Fig 2.3b,d), but instead explaining mainly the differences between experimental years (2009 and 2010).

Partial RDA analyses did not reveal consistent patterns in the effect of thermocline deepening and mixing treatments on rotifer communities, nor an effect of thermocline depth as a driver of community change (Appendix C). Rotifer communities did not respond with a consistent pattern to the treatments in either spring or summer periods, being mainly related to changes in chlorophyll. However, when the entire growing season was used in the partial RDA analyses, the ellipse of the control and experimental years did not overlap for the mixing treatments (deepening+mixing and mixing; Fig. 2.4b,c). The average of temperature of the water column was the main variable separating the control and experimental years (Fig. 2.4b,c). For the deepening treatment only, the control and experimental years were not separated from each other (Fig. 2.4a).

Fig. 2.3 Partial redundancy analysis (RDA) biplots indicating site and species scores for crustacean species found in spring and summer periods by BACI-derived treatment (deepened, deepened+mixed and mixed). The percentage of constrained variance (R^2) explained by the axes is indicated with statistically significant axes indicated by an asterisk. White square markers indicate sampling dates in 2009, solid circles indicated 2010 dates and triangles indicate 2011 dates. Ellipses containing 80% of observations are indicated for the control year (solid line) and the two experimental years together (dashed line). Panels are: (a) Deepened treatment (B2-B1) in spring (RDA model $P=0.011$); (b) Deepened treatment in summer ($P=0.001$); (c) Deepened+mixed treatment (B3-B1) in spring ($P=0.001$); (d) Deepened+mixed treatment in summer ($P=0.001$); (e) Mixed treatment (B3-B2) in spring ($P=0.001$); (f) Mixed treatment in summer ($P=0.001$). Species abbreviations are: *Bosmina longirostris* (Boslon), *Daphnia ambigua* (Dapamb), *Daphnia catawba* (Dapcat), *Daphnia longiremis* (Daplon), *Holopedium gibberum* (Holgib), *Epischura lacustris* (Epilac), *Leptodiptomus minutus* (Lepmin), *Cyclops scutifer* (Cycscu), *Mesocyclops edax* (Meseda), *Orthocyclops modestus* (Ortmod), *Tropocyclops prasinus* (Troppra). Environmental variable abbreviations are: chlorophyll average (Chl), chlorophyll maximum (MaxChl), total organic carbon (TOC), concentration of dissolved oxygen (DO_conc), thermocline depth (ThermoDepth), depth of 1% of ambient light (z).





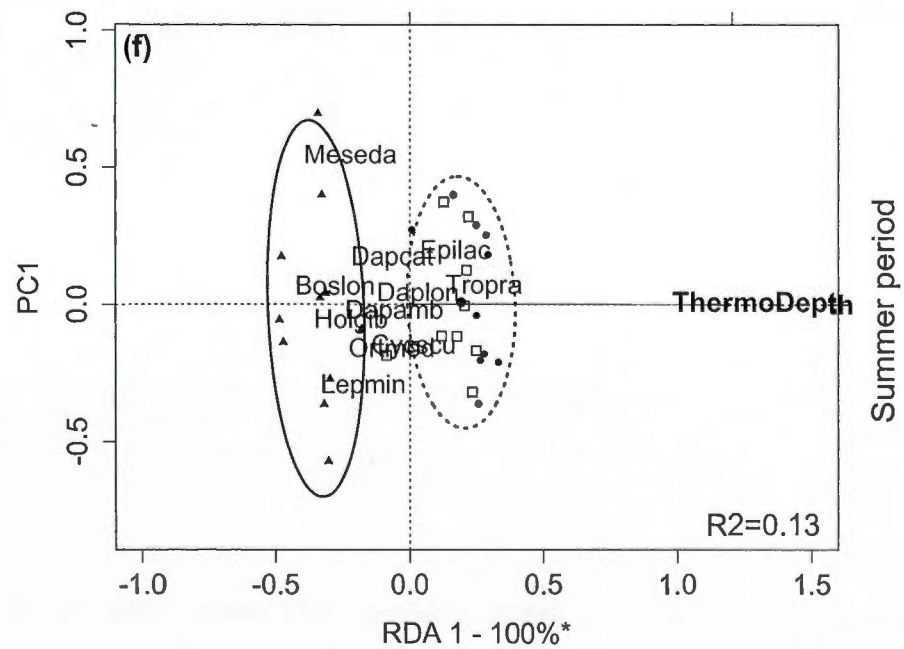
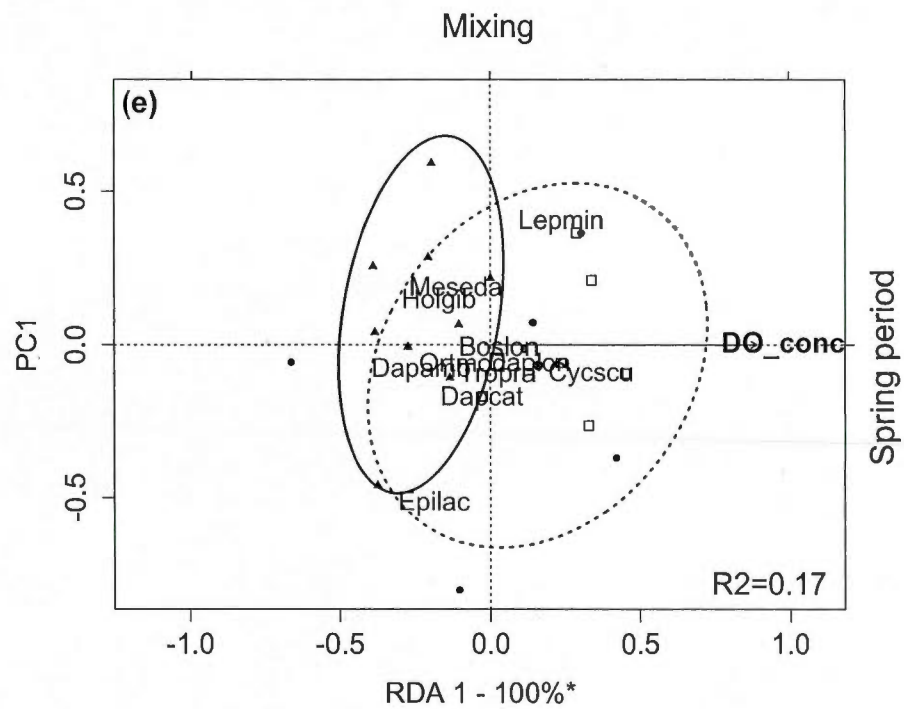
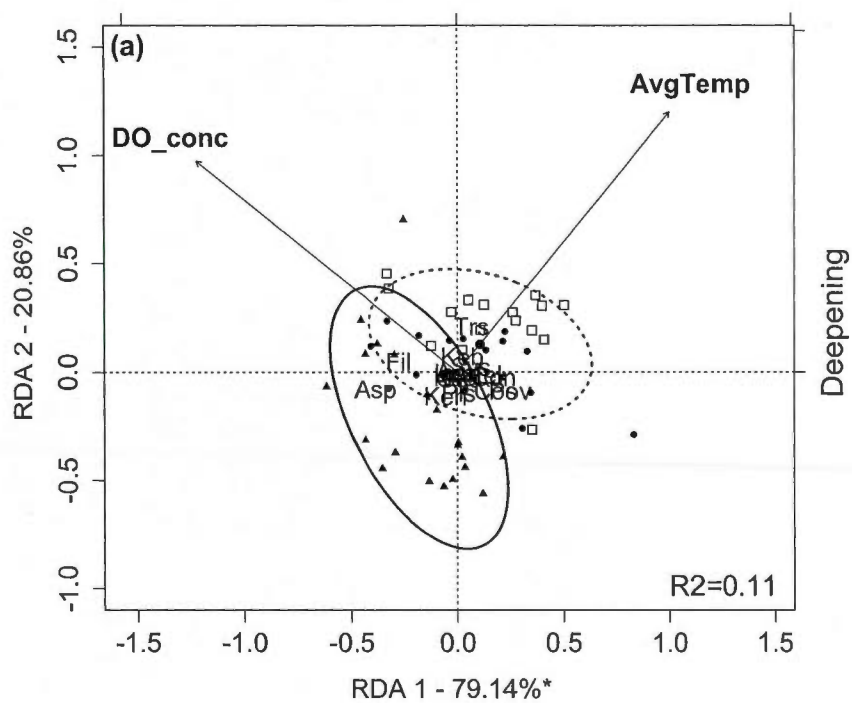
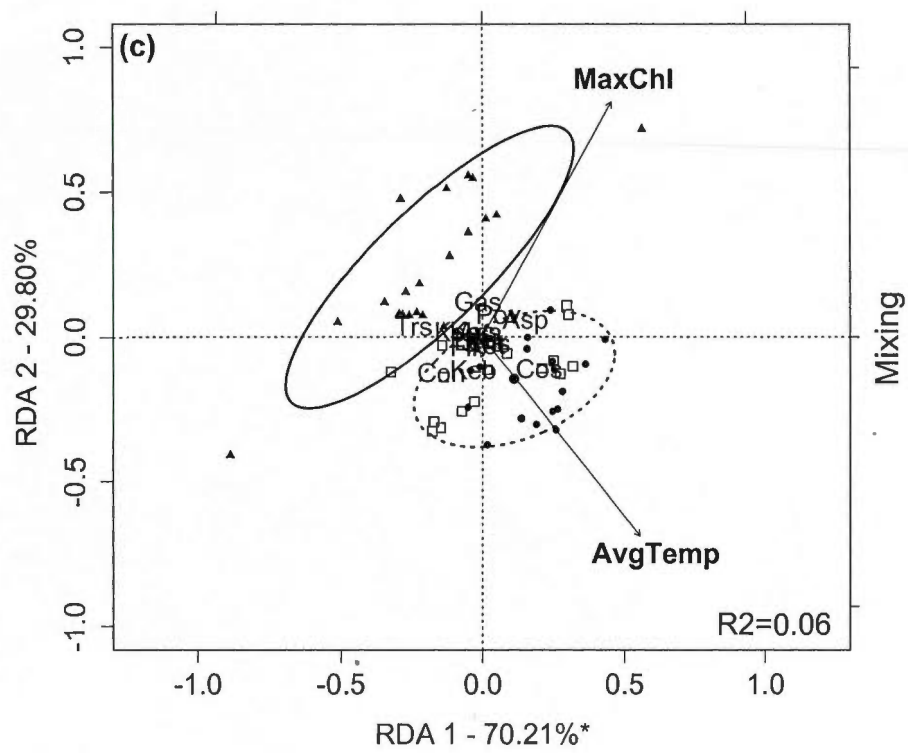


Fig. 2.4 Partial redundancy analysis (RDA) biplots indicating site and species scores for rotifer species found across the entire sampling period by BACI-derived treatment (deepened, deepened+mixed and mixed). The percentage of constrained variance (R^2) explained by the axes is indicated with statistically significant axes indicated by an asterisk. White square markers indicate sampling dates in 2009, solid circles indicated 2010 dates and triangles indicate 2011 dates. Ellipses containing 80% of observations are indicated for the control year (solid line) and the two experimental years together (dashed line). Panels are: (a) Deepened treatment (B2-B1) (RDA model $P=0.001$); (b) Deepened+mixed treatment (B3-B1) ($P=0.001$); (c) Mixed treatment (B3-B2) in spring ($P=0.064$). Species abbreviations are: *Asplanchna* sp. (Asp), *Ascomorpha* sp. (Asc), *Conochiloides* sp. (Con), *Conochilus* sp. (Cos), *Filinia* sp. (Fil), *Gastropus* sp. (Gas), *Kellicotia bostoniensis* (Keb), *Kellicotia longispina* (Kel), *Keratella cochlearis* (Kec), *Keratella hiemalis* (Keh), *Keratella taurocephala* (Ket), *Lecane mira* (Lem), *Ploesoma* sp. (Pls), *Polyarthra vulgaris* (Pov), *Synchaeta* sp. (Sys), *Trichocerca* sp. (Trs). Environmental variable abbreviations are: average of temperature (AvgTemp), chlorophyll maximum (MaxChl), concentration of dissolved oxygen (DO_conc).





2.4.5 Biomass responses of indicator species

From the spring partial RDA biplots, crustacean indicator species were not clearly associated with control or experimental years (Fig. 2.3a,c,e). Although the overlapping of sampling years, *Daphnia longiremis* and *Holopedium gibberum* could be identified as indicator species for the deepening treatments (Fig. 2.3a,c). *Daphnia* biomass increased while *Holopedium* decreased with thermocline deepening. *Daphnia* biomass was significantly higher in the experimental years for both deepening treatments (Table 2.2a,b). The decrease of *Holopedium* biomass during experimental years was significant, but not for spring 2009 in the deepening treatment (B2-B1) (Table 2.2a,b).

Table 2.2 Mean (\pm SE) and *P*-values from t-tests for treatment year effects (vs. control year) on the differences between basins for each spring indicator species.

Response Variable	Means (SE)			<i>P</i> values	
	2009	2010	2011	2009/2011	2010/2011
(a) B2-B1 (deepening)					
<i>D.longiremis</i>	-3.63 (3.13)	4.99 (6.33)	-53.24 (15.15)	<0.005	<0.005
<i>H.gibberum</i>	1.33 (5.38)	-1.53 (1.10)	9.90 (4.11)	ns	0.03
(b) B3-B1 (mixing+deepening)					
<i>D.longiremis</i>	-4.13 (2.84)	7.88 (6.96)	-57.78 (17.15)	<0.01	<0.005
<i>H.gibberum</i>	7.52 (3.99)	0.69 (0.95)	24.94 (8.40)	0.03	<0.005
(c) B3-B2 (mixing)					
<i>C.scutifer</i>	7.38 (3.61)	14.09 (4.81)	-2.44 (2.08)	0.04	<0.005
<i>L.minutus</i>	1.81 (4.41)	-2.85 (2.58)	-2.15 (1.25)	ns	ns

Note: Means were calculated across springtime dates.

For the isolated effect of mixing in spring (Fig. 2.3e), it was instead two copepods (*Leptodiaptomus minutus* and *C. scutifer*) that emerged as potential indicator species from the partial RDA. *C. scutifer* biomass was significantly higher in both experimental years with mixing (Table 2.2c). Finally, *L. minutus* biomass did not show a similar pattern between experimental years with no significant differences between control and experimental years (Table 2.2c).

Summer indicator species could be more easily identified from the partial RDA's because of less overlap between the ellipses (Fig. 2.3b,d,f). Two small-bodied indicator species were identified: the cladoceran *Bosmina longirostris* and the cyclopoid copepod *Tropocyclops prasinus*. Both species responded positively to thermocline depth with greater biomasses in each treatment for experimental years (Table 2.3), with the exception of a non-significant decline observed by *B. longirostris* in the mixing treatment (Fig. 2.3f, Table 2.3c). The increase in *T. prasinus* in 2010 in the deepening treatment was only marginally significant (Table 2.3a) despite the fact that otherwise, the largest biomass response to the treatments was for *T. prasinus*, the smallest-bodied cyclopoid copepod species in the lake. *T. prasinus* biomass was approximately 15 and 53 times higher than the control year in the deepening and the deepening+mixing treatments in 2009, and 3 and 45 times higher in 2010 (Table 2.3a,b). We attribute the reduced increase in 2010 to a singular appearance of a large bloom of freshwater jellyfish (*Craspedacusta sowerbyi*) in the intermediate basin over a one to two week period during the *T. prasinus* biomass peak (around day 258, September 15).

Other species showed more tempered responses in the summer RDA biplots: *Daphnia catawba* was negatively affected by thermocline deepening, including deepening+mixing (Fig. 2.3b,d), *H. gibberum* was also negatively affected by deepening+mixing (Fig. 2.3d) while the very large calanoid *E. lacustris* seemed to be

more present in the mixing treatment (Fig. 2.3f). However, in t-tests of mean summer biomasses none of these apparent differences were significant (Table 2.3).

In summer, along the second RDA axis, which mostly summarized differences between the experimental years, *Orthocyclops modestus* was associated with 2009 while *C. scutifer* was associated with 2010 in response to the deepening treatments (deepening and deepening+mixing; Fig. 2.3b,d). *C. scutifer* biomass decreased more in 2009 than in 2010 in the deepening treatments (Table 2.3a,b). Biomass of *O. modestus* was significantly higher only in experimental year 2009 for all treatments (Table 2.3).

From the partial RDA for the rotifer communities, *Conochilus* sp. and *Kellicotia bostoniensis* were associated with experimental years in the deepening+mixing treatment (Fig. 2.4b). Along with these last indicators species, *Synchatea* sp. and *Trichocerca* sp. were more abundant during the experimental years in the mixing treatment (Fig. 2.4c).

Table 2.3 Mean (\pm SE) and *P*-values from t-tests for treatment year effects (vs. control year) on the differences between basins for each summer indicator species.

Response Variable	Means (SE)			<i>P</i> values	
	2009	2010	2011	2009/2011	2010/2011
(a) B2-B1 (deepening)					
<i>B.longirostris</i>	3.67 (0.51)	1.28 (0.44)	-0.03 (0.04)	<0.0001	<0.001
<i>D.catawba</i>	-8.84 (4.09)	-4.25 (2.03)	-10.05 (4.47)	ns	ns
<i>H.gibberum</i>	0.91 (0.45)	0.97 (1.38)	4.22 (3.86)	ns	ns
<i>C.scutifer</i>	-1.34 (0.87)	-0.84 (0.48)	0.54 (0.83)	ns	ns
<i>O.modestus</i>	1.56 (0.59)	-1.07 (0.41)	-1.81 (0.70)	0.001	ns
<i>T.prasinus</i>	14.66 (4.25)	2.85 (0.96)	0.33 (0.87)	<0.0001	0.065*
<i>E.lacustris</i>	0.33 (0.18)	-0.66 (0.45)	3.01 (1.88)	ns	0.024
(b) B3-B1 (mixing+deepening)					
<i>B.longirostris</i>	4.33 (1.17)	0.96 (0.31)	-0.05 (0.04)	<0.0001	0.0001
<i>D.catawba</i>	-6.93 (4.39)	-3.27 (1.59)	-9.01 (3.54)	ns	ns
<i>H.gibberum</i>	2.20 (1.57)	5.28 (3.05)	10.63 (6.26)	ns	ns
<i>C.scutifer</i>	-1.76 (0.75)	-0.71 (0.58)	0.31 (0.91)	0.09*	ns
<i>O.modestus</i>	4.47 (1.28)	-1.22 (0.41)	-1.77 (0.67)	0.0006	ns
<i>T.prasinus</i>	52.39 (10.61)	44.83 (7.07)	0.74 (0.75)	<0.0001	<0.0001
<i>E.lacustris</i>	0.73 (0.60)	0.09 (0.34)	1.61 (1.10)	ns	ns
(c) B3-B2 (mixing)					
<i>B.longirostris</i>	0.67 (1.04)	-0.31 (0.38)	-0.02 (0.01)	ns	ns
<i>D.catawba</i>	1.91 (1.77)	0.98 (0.56)	1.04 (1.63)	ns	ns
<i>H.gibberum</i>	1.29 (1.35)	4.31 (2.51)	6.40 (3.82)	ns	ns
<i>C.scutifer</i>	-0.42 (0.79)	0.13 (0.42)	-0.23 (0.74)	ns	ns
<i>O.modestus</i>	2.91 (1.11)	-0.15 (0.07)	0.04 (0.41)	0.03	ns
<i>T.prasinus</i>	37.73 (11.24)	41.98 (7.21)	0.41 (0.46)	0.028	<0.0001
<i>E.lacustris</i>	0.40 (0.54)	0.75 (0.49)	-1.39 (1.27)	ns	ns

Note: Means were calculated across springtime dates. An asterisk represents a marginally ($P < 0.1$) significant difference.

2.4.6 Timing of indicator species

Spring biomass peaks occurred closest to the ice-off date in 2011 when the ice-off occurred latest (Fig. 2.5). Moreover, the peak biomasses of all potential indicator species occurred over a shorter time window in 2011 than in the experimental years when ice-off was later, with no obvious effect of basin (Fig. 2.5). Ice-off dates were earliest in 2010 with biomass peaks occurring after a larger time interval and over a much longer time window, again with no obvious effect of basin (Fig. 2.5).

Peak biomasses of the various crustacean species across the entire time series varied considerably between sampling years and basins (Appendix D). *T. prasinus* was the species that showed the most consistent biomass response in the experimental years in the intermediate and manipulated basins, increasing earlier (Appendix D, Fig. D.3c).

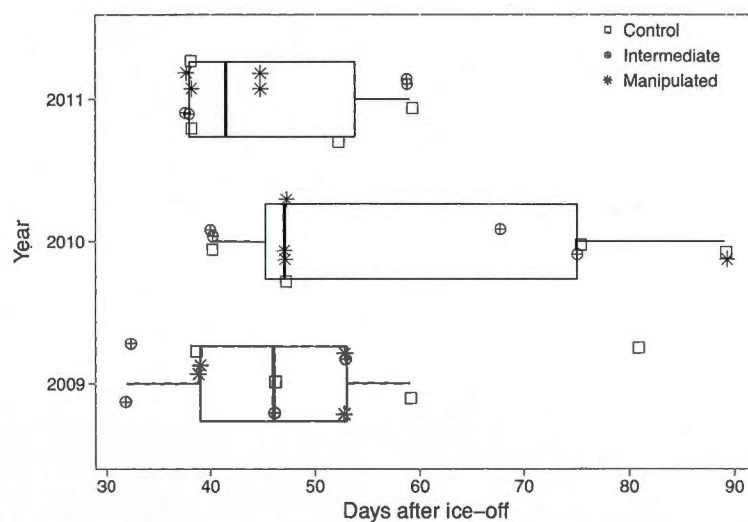


Fig. 2.5 Box-and-whisker displays of distributions of the biomass peak day after ice-off for indicators species during the spring period and all basins for control (2011) and experimental years (2009-2010). Boxes indicate medians and the middle two quartiles; whiskers indicate the first and fourth quartiles.

2.4.7 Total zooplankton biomass

Total crustacean biomass in spring did not show clearly defined shifts between control and experimental years (Fig. 2.6a). Total crustacean biomass in the deepening treatments (deepening and deepening+mixing) was greater relative to the control year, but only significantly so in 2010 (Fig. 2.6a). In summer, crustacean biomass was significantly higher in both experimental years than in the control year in all treatments (Fig. 2.6b).

For total rotifer biomass, differences between control and experimental years were not significant except for spring 2010 in the isolated deepening and mixing treatments. Spring rotifer biomass was significantly lower in 2010 with thermocline deepening but higher as a result of mixing (both $P=0.01$) (Fig. 2.6c). In summer a trend toward greater rotifer biomass in mixing treatments (mixing and deepening+mixing) was present, but was not significant (Fig. 2.6d).

2.4.8 Mean community body size

Crustacean mean adult body size in the spring of both experimental years was significantly smaller for the two deepening treatments, but not for mixing alone (Fig. 2.7a). In the summer, body sizes were significantly smaller for both experimental years, but again only in the deepening treatments (Fig. 2.7b). Rotifer body size did not generally reveal any significant, nor consistent shifts in the two experimental years (Fig. 2.7c,d).

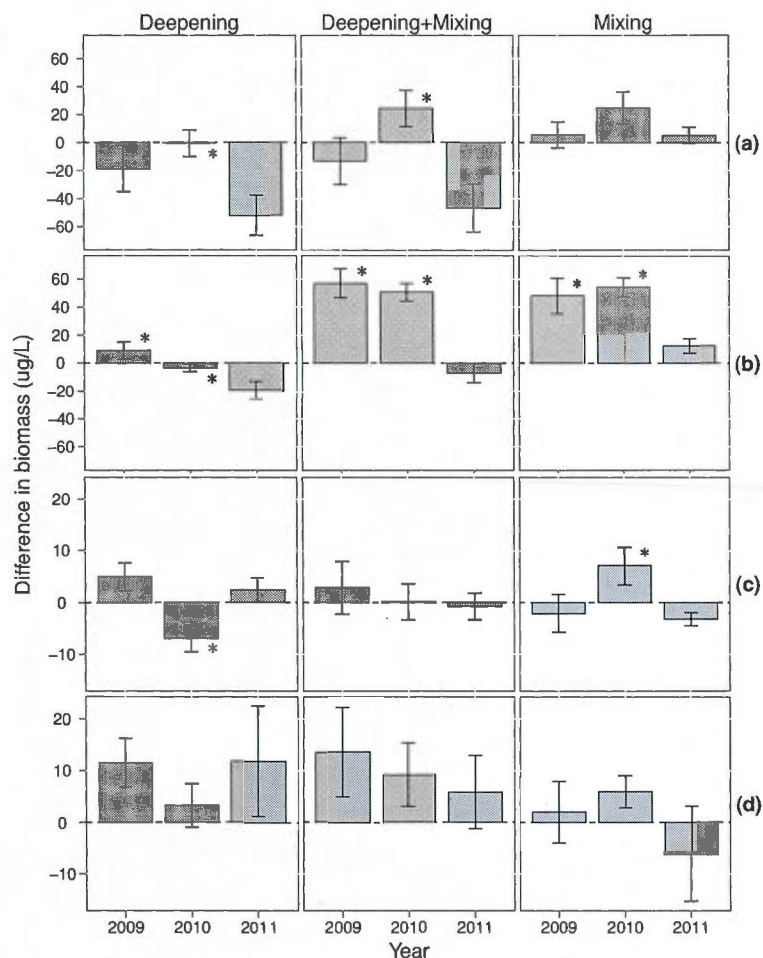


Fig. 2.6 Differences in mean total crustacean and rotifer biomass ($\mu\text{g/L}$) with s.e. for crustaceans in spring (a) and summer (b) and for rotifers in spring (c) and summer (d) for control (2011) and experimental (2009-2010) years. An asterisk indicates statistically significant differences between control and experimental years with the associated P -values as follows for (a): Deepening (B2-B1) $P_{2009} > 0.05$; $P_{2010} = 0.009$; Mixing+deepening (B3-B1) $P_{2009} > 0.05$; $P_{2010} = 0.004$; Mixing (B3-B2) $P_{2009} > 0.05$; $P_{2010} > 0.05$. For (b): Deepening $P_{2009} = 0.004$; $P_{2010} = 0.02$; Deepening+mixing $P_{2009} < 0.0001$; $P_{2010} < 0.0001$; Mixing $P_{2009} = 0.04$; $P_{2010} < 0.0001$. For (c): Deepening (B2-B1) $P_{2009} > 0.05$; $P_{2010} = 0.01$; Deepening+mixing (B3-B1) $P_{2009} > 0.05$; $P_{2010} > 0.05$; Mixing (B3-B2) $P_{2009} > 0.05$; $P_{2010} = 0.01$. For (d): Deepening $P_{2009} > 0.05$; $P_{2010} > 0.05$; Deepening+mixing $P_{2009} > 0.05$; $P_{2010} > 0.05$; Mixing $P_{2009} > 0.05$; $P_{2010} > 0.05$.

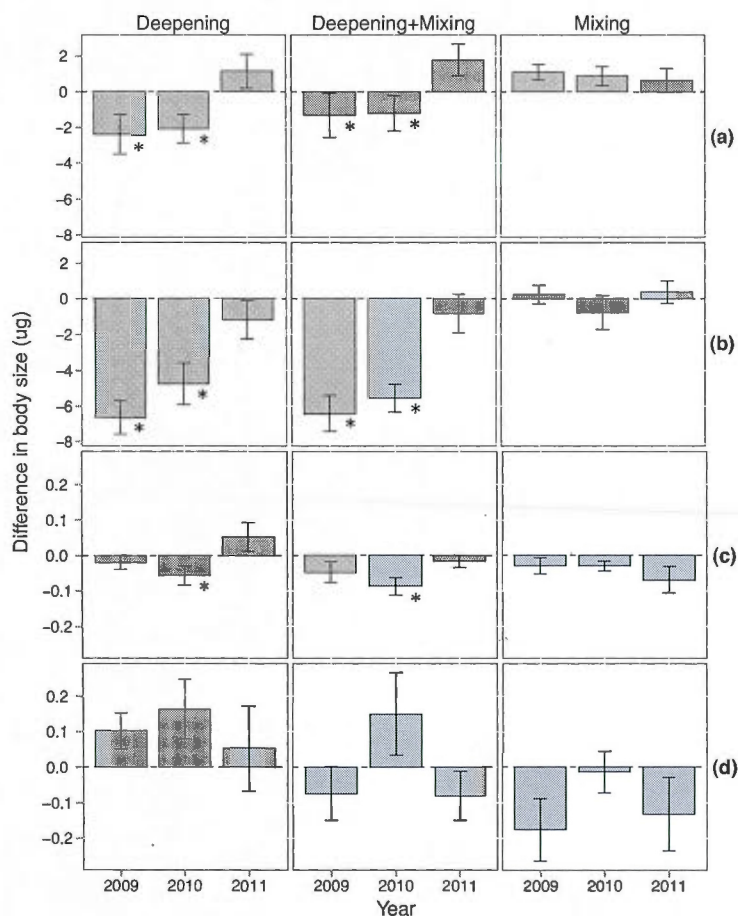


Fig. 2.7 Differences in mean adult body size in dry weight (μg) with s.e. for crustaceans in spring (a) and summer (b) and for rotifers in spring (c) and summer (d) for control (2011) and experimental (2009-2010) years. An asterisk indicates statistically significant differences between control and experimental years with the associated P -values as follows for (a): Deepening (B2-B1) $P_{2009}=0.01$; $P_{2010}=0.01$; Deepening+mixing treatment (B3-B1) $P_{2009}=0.03$; $P_{2010}=0.03$; Mixing (B3-B2) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$. For (b): Deepening (B2-B1) $P_{2009}=0.001$; $P_{2010}<0.03$; Deepening+mixing treatment (B3-B1) $P_{2009}=0.001$; $P_{2010}=0.002$; Mixing (B3-B2) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$; (c): Deepening (B2-B1) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}<0.04$; Deepening+mixing treatment (B3-B1) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}<0.02$; Mixing (B3-B2) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$. For (d): Deepening (B2-B1) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$; Deepening+mixing treatment (B3-B1) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$; Mixing (B3-B2) $P_{2009}>0.05$; $P_{2010}>0.05$.

2.5 Discussion

Several recent studies indicate that climate change and the expected thermocline depth shifts should have important effects on plankton community phenology through composition and biomass shifts (e.g. Adrian, Wilhem and Gerten, 2006; Berger *et al.*, 2010; Cantin *et al.*, 2011; Lydersen *et al.*, 2008). Furthermore, Daufresne, Lengfellner and Sommer (2009) concluded that reduced body size is a third important component of the response of plankton communities to climate warming. Our experiment provides convincing evidence at the whole-lake scale that altering lake thermoclines affects zooplankton body size and phenology through changes in composition and total biomass in a dimictic north temperate lake, with the most profound effects occurred during high summer.

In our experimental manipulation of thermocline depths, total crustacean zooplankton biomass and mean body size were governed mainly by climatic factors. Small indications of indirect treatment effects may have included physical mixing or sediment warming. Increases in biomass were especially variable between experimental years and treatments. Contrary to our original hypothesis that stipulated a decrease in zooplankton biomass, total zooplankton biomass in spring was significantly enhanced in the experimental year 2010 when ice-off occurred earliest. We suspect that the same trends in the biomass response were not significant in 2009 because of a later ice-off date. In 2010, ice-off occurred nine days earlier, which would have meant a longer period for zooplankton growth and succession, potentially leading to greater total biomass. In summer, crustacean biomass was also consistently higher in all treatments, indicating strong positive influences on biomass of both mixing and thermocline deepening. Instead of a decrease in zooplankton biomass owing to a lower phytoplankton stock with deeper mixing depth as predicted in the model by Berger, Diehl and Kunz (2006), we conclude that zooplankton and likely their phytoplankton food would have had greater growth rates because of being

exposed to a larger volume of warm epilimnetic water with our experimental thermocline deepening. Warmer water would positively enhance the metabolism as well as population growth rates of most species (Maier, 1989) with plankton reaching adult reproductive stages more quickly (Sastri *et al.*, submitted manuscript).

In line with the expectation of reduced body size with climate warming owing to temperature-size relationships (Daufresne, Lengfellner and Sommer, 2009), mean crustacean body size was reduced in the thermocline deepening treatments and especially during summer. This is not what we predicted would occur based on the redistribution of heat in the water column. Although epilimnetic temperatures were not warmer with thermocline deepening, greater mixing depths could have reduced the time zooplankton spent in cooler hypolimnetic waters. A mixing effect in either time period was not observed suggesting that the presence of a larger epilimnion is responsible. Reduced mean crustacean body sizes resulted mainly from the increases in the relative abundance of two small-bodied species, *B. longirostris* and *T. prasinus*, in the experimental years. Moreover, *O. modestus*, which was more abundant in 2009, lead to a further greater reduction of the mean summer body size in 2009 relative to 2010. In contrast to our earlier conclusions from this experiment based on preliminary data from 2007-08 (Cantin *et al.*, 2011), we now conclude that this shift in body size was predominantly a result of a warmer water columns rather than potentially negative effects of turbulence on larger body-sized zooplankton species. Furthermore, we can exclude the effect of differences in planktivorous fish population sizes between basins as a driver of the shifts in zooplankton body size for two reasons: Firstly, because fish population sizes did not vary from year to year in the basins (M. Gillespie and J. Gunn, Laurentian University, unpublished data). Secondly, because our control year (2011) occurred after our treatment years (2009-2010), we would expect that greater fish population sizes associated with the treatment effects in our experimental basins would carry over into greater predation rates in these same basins in the control year as well because of the multi-year life

span of fish. And in fact, we would expect even greater predation rates by warm-water fish in the control year in the experimental basins if population sizes had increased with our treatments because larger fish populations would have been constrained to a smaller volume of water with a thermocline at its regular depth. Consequently, the zooplankton body size reduction was not a result of changes in the planktivorous fish populations with our treatments. Furthermore, because invertebrate predation generally targets smaller zooplankton species as prey (Hanazato and Yasuno, 2004), this is also an unlikely mechanism for the community body size shifts we observed.

Crustacean zooplankton community composition in summer was strongly governed by thermocline depth, with other factors coming into play in the spring. The stronger effect in summer is not entirely surprising given that lake thermoclines are more stable at this time and less easily eradicated by winds. Thus, as others have also found, thermocline depth should be considered one of the predominant structuring forces for plankton communities, mediating plankton community dynamics through the physical environment (e.g. Berger *et al.*, 2010; Cantin *et al.*, 2011; Lydersen *et al.*, 2008).

The primary factors affecting zooplankton community composition in the spring did not include thermocline depth. Rather, our mixing treatment application acted by introducing more dissolved oxygen into the manipulated basin; DO concentration was the only factor accounting for the differences between experimental and control years in the mixing treatment (B3-B2) and was also important in the deepening+mixing treatment (B3-B1). Other environmental factors emerging as critical to the zooplankton community structure in the spring were light attenuation, chlorophyll-*a* biomass and chlorophyll-*a* maximum (deepening+mixing treatment). Light attenuation in springtime generally reflects phytoplankton production. Finally, in the deepening treatment (B2-B1), TOC was the only

environmental variable explaining community composition differences. This is consistent with the fact that DOC has been shown to be one of the major determinants of zooplankton species richness across a large number of the world's lakes (Shurin *et al.*, 2010). Winter and spring conditions greatly affect the amount of DOC entering lakes from the terrestrial environment (Schindler, Parker and Stainton, 1996). Thus, overall, our RDA results indicate that factors related to winter and spring climate are an important for zooplankton phenology during spring as suggested by others (Adrian and Deneke, 1996; Adrian *et al.*, 1999; Berger *et al.*, 2007; Berger *et al.*, 2010; Nicolle *et al.*, 2012). Such effects were visible even with our experimental thermocline deepening application (i.e. thermocline depth itself was never a major factor), although some experimentally-induced changes were visible as well (e.g. effects of mixing on DO). The differences in zooplankton communities observed in spring between years in our study therefore likely reflect mainly inter-annual differences in springtime conditions, including altered timing of ice-off, in addition to the treatment applications. Upon closer inspection of the factors to which the indicator species responded however, one can observe some interactions between the spring climate and treatment effects.

Interactions with treatment effects were evidenced by the fact that some indicator species emerged in the spring, responding significantly to our treatments. Springtime indicator species were the cladocerans *Daphnia longiremis* and *Holopedium gibberum* and the cyclopoid *Cyclops scutifer*. These species were most responsive to environmental parameters associated with the treatments. *D. longiremis* was positively affected by thermocline deepening, *C. scutifer* by mixing and *H. gibberum* negatively affected by both treatments. These species were superseded as indicators in summer by the cladoceran *Bosmina longirostris*, which responded positively to thermocline deepening and the cyclopoid *Tropocyclops prasinus*, which responded positively to all treatments. The copepod *Orthocyclops modestus* also demonstrated positive responses to all treatments but only in 2009. Cladocera (with

the exception of *H. gibberum*) were thus mostly favoured by thermocline deepening and copepods by mixing and deepening, indicating some conservation of the mechanism by which species of each major taxon were affected. The calanoid copepod *Epischura lacustris* was also an indicator species in summer but only in 2010. The idiosyncratic response of this species will be discussed separately.

Cladocerans, especially larger species like the daphnids, are generally thought to be less resistant to mixing of the water column than are copepods, especially cyclopoids (Basu and Pick, 1996; Pace, Findlay and Lints, 1992). This contention is corroborated to some extent by our results wherein no positive responses to the mixing treatment by cladocerans were observed, even for smaller-bodied species like *B. longirostris* which can persist in turbulent or lotic environments (Pace, Findlay and Lints, 1992). However, we also did not observe significant declines in most cladocera with our mixing treatment as expected, which suggests that the environment imposed by our experiment may not be overly critically turbulent for most cladocerans (with the exception of *H. gibberum*), contrary to the conclusions of a precursor study using less resolved data (Cantin *et al.*, 2011). Rather in our current study, *Daphnia* in spring and *B. longirostris* in summer responded positively only to the thermocline deepening effect. Positive responses of these cladocerans to deepening can be attributed to an increase of the surface area of sediments in contact with warm epilimnetic water in the experimental basins. Temperature is one of the critical emergence cues for dormant cladoceran eggs (Caceres, 1998). The bathymetry of the warmed basins slopes gradually, so that the surface area of sediments in contact with epilimnetic water was more than the double with thermoclines that were 1.5 (in B2) and 2 (in B3) times deeper in experimental years. The higher temperature of the sediments likely allowed greater hatching of cladoceran resting eggs in the spring as well as summer. This appears to be one case therefore, where the experimental application did have a strong effect on spring phenology and composition. On the other hand, the cladoceran *H. gibberum*, which relies on physical protection from predation using a potentially

sensitive jelly exudate, was relatively intolerant of both thermocline deepening and associated mixing and showed reduced biomass primarily observable in the spring period in the line with our expectation for cladocerans.

In contrast to the cladoceran response, increased mixing was likely behind the generally positive responses in copepod indicator species to mixing in spring and to all treatments in the summer. Turbulence that accompanies greater mixing and mixing depth can affect the feeding rate of zooplankton, although the effects depend on the behavioral features of the species and the motility of both predator and prey (Kiorboe and Saiz, 1995; Lewis and Pedley, 2001). Ambush predators, characteristic of cyclopoid copepods (Barnett, Finlay and Beisner, 2007) like the indicator species *C. scutifer* (spring) and *T. prasinus* (summer), generally benefit from turbulent environments because of increased encounter rates between predators and prey (Kiorboe and Saiz, 1995; Lewis and Pedley, 2001; Visser *et al.*, 2001); thereby providing a mechanism for the relative success of these indicator species in our experiment. Note that *O. modestus*, which would use a similar ambush predation strategy only responded positively to deepening and mixing in one of our experimental years (2009).

Variation between years in responses to our treatments occurred mainly in the copepods. This result suggests that copepod community responses to climate change may be more idiosyncratic and less predictable than that for cladocerans as expected. We hypothesize that this is related to complex roles that copepods play in lake food webs wherein they may act as herbivores, omnivores or predators (Barnett, Finlay and Beisner, 2007). Two cases in particular emerge from our study. In the first, the carnivorous *O. modestus* only showed large significant increases in biomass in the summer of 2009, and in the RDA summer inter-annual differences were attributable to chlorophyll-*a*. *O. modestus* thus appeared to benefit more from thermocline deepening when there were no significant increases in phytoplankton resources,

perhaps because potential prey like rotifers were high (as also observed in 2009). Furthermore, in spring 2010 rotifer biomass was significantly lower in the deepening treatment, which may have precluded a response by *O. modestus* that summer. The herbivorous calanoid copepod, *E. lacustris* also showed idiosyncratic responses, decreasing only in summer 2010 with deepening. The mechanism behind the negative response to thermocline deepening in summer of that year by *E. lacustris* is not clear given that chlorophyll was higher. However, it is likely that *E. lacustris* was subject to heavy predation in 2010, as hypothesized for *T. prasinus*, by the freshwater jellyfish (*Craspedacusta sowerbyi*) that bloomed in the intermediate basin that year.

Although we analyzed the spring and summer dynamics separately, they are not fully independent, with effects of spring values on summer ones. For example, while summer *T. prasinus* biomass increased significantly more during experimental years with its peak biomass occurring on almost the same date each year, the start of the biomass increase was earlier in 2010 when the ice-off date was earlier than in 2009. Consequently, the spring dynamics may have also affected some aspects of summer phenology of *T. prasinus*, if not the date of its peak.

Fast-growing species like rotifers should have more stochastic responses to environmental drivers. In the line with the preliminary study (Cantin *et al.*, 2011), species that were more abundant during experimental years were all well-protected from predation with spiny appendages. We hypothesize that their higher biomass during experimental years only in the mixing treatments (deepening+mixing and mixing) is likely due to the increase rate of encounter with predators caused by the mixing. The difference in total rotifer biomass did not show a similar pattern in all treatments and also, within treatments, except for the deepening+mixing treatment in which the biomass increased for both experimental years. Although the differences between experimental and control years were not significant for the deepening+mixing treatment, the increase of rotifer biomass concords with earlier

conclusions from this experiment (Cantin *et al.*, 2011). The weak response in rotifer biomass can be explained by the difference in the crustacean community between experimental years, resulting in changes in the community of possible rotifer predators as was the case with the variable response in *O. modestus*.

Finally, our experiment on thermocline deepening in a temperate lake shows that the phenology of zooplankton is affected directly in summer and through interactions with climatic factors during springtime. Because phytoplankton and crustacean biomasses were higher during the summer with our treatments, our results suggest that augmented primary and secondary productivity are possible. However, because it was mainly small copepod biomass that increased, the net effects for higher trophic levels such as planktivorous fish are likely to be negative and the wider food web consequences of such shifts in the zooplankton remain to be explored.

2.6 Acknowledgements

Thanks to A. Cantin, R. Beauséjour, S. Mercier-Blais, V. Ouellet-Jobin, C. Dalmas, T. Lachartre, A. St-Pierre, A. Parkes, J. Arseneault for field and lab assistance. Thanks also to J. Gunn and Laurentian University for providing the SolarBee and to the staff of H₂O logics Inc for technical support. We acknowledge the financial contribution of J. Gunn and M. Amyot toward purchase of the curtain. We also would like to thank the staff of the Station de Biologie des Laurentides for technical support. Funding was provided through a group FQRNT grant to YTP and BEB, a Discovery Grant to BEB, as well as through NSERC, FQRNT Graduate Scholarships to JG. Financial support from the Groupe de Recherche Interuniversitaire en Limnologie (GRIL) is also acknowledged.

CONCLUSION

3.1 Conclusion du chapitre II

Les changements climatiques et les activités anthropiques ont des effets majeurs sur tous les écosystèmes. Une augmentation du régime des vents et des coupes forestières ainsi qu'une diminution des précipitations pourraient influencer la stratification thermique des lacs de façon importante. Une modification de la stratification thermique entraînerait des effets majeurs autant au niveau physico-chimique que biologique. En effet, le zooplancton est influencé indirectement par la structure thermique des lacs par des changements de la structure de l'habitat. De plus, la température peut affecter directement la physiologie et le comportement du zooplancton. Le zooplancton possède un rôle central dans la chaîne trophique puisqu'il se nourrit du phytoplancton et transfère l'énergie aux niveaux trophiques supérieurs. Un changement au sein de ce niveau trophique pourrait donc entraîner des effets considérables à travers tout le réseau trophique aquatique.

Ma maîtrise s'insérait dans le projet TIMEX, un projet d'envergure qui a pris place au Lac Croche, St-Hippolyte, Québec, Canada et qui a débuté en 2007. Ce projet a pour objectif d'évaluer les effets d'un abaissement de la thermocline sur plusieurs paramètres physico-chimiques et biologiques. Une étude préliminaire s'est déroulée en 2007 et 2008. Le projet de maîtrise présenté dans ce mémoire s'est plutôt concentré sur les trois années d'expérimentation subséquentes (2009, 2010 et 2011).

L'objectif principal de ce projet de maîtrise était d'évaluer les effets d'un abaissement de la thermocline et du mélange associé sur la dynamique des

communautés de zooplancton dans le temps, plus précisément sur la phénologie, la biomasse et la taille des individus. L'appareil utilisé pour abaisser la thermocline d'un des trois bassins a permis d'approfondir celle-ci de 4 m à 8 m environ. Le mélange mécanique dans un bassin du Lac Croche simulait un abaissement de la thermocline suite à une augmentation du régime des vents. Comme il y a eu un transfert de chaleur à travers le rideau séparant le bassin manipulé de son bassin adjacent (intermédiaire), la thermocline de ce dernier bassin a été abaissée entre 5 m et 6 m de profondeur. Cet abaissement a donc permis de simuler un deuxième scénario des changements climatiques, celui d'une diminution des précipitations.

L'expérience s'est déroulée dans un lac qui est constitué naturellement de trois bassins, ce qui a permis de comparer les bassins expérimentaux à un bassin contrôle au sein du même lac. De plus, l'expérience s'est déroulée sur trois années, ce qui a permis de comparer une année contrôle (sans manipulation) à deux années expérimentales (avec manipulation). Une étude expérimentale à l'échelle d'un lac peut s'avérer laborieuse puisqu'aucun contrôle sur les intrants et les extrants dans le système n'est possible, contrairement aux mésocosmes. Les différentes comparaisons entre sites et années permettent donc d'éliminer les variations potentielles spatiales et temporelles des variables environnementales. Ce type de comparaison permet également d'évaluer trois différents types de traitement pour notre expérience : l'abaissement de la thermocline, l'abaissement+mélange et le mélange.

La période d'échantillonnage a été séparée en deux périodes importantes pour l'analyse des résultats, puisqu'au printemps la thermocline est peu présente et facilement éradiquée par les vents. Inversement, pendant l'été, elle est bien établie et plus difficile à éradiquer par les vents. Cette séparation s'est faite au moment où la thermocline atteignait la moyenne de la période d'échantillonnage qui était toujours autour du jour 201 (21 juillet) peu importe la date de dégel du lac. Au printemps, le climat printanier semblait être le facteur majeur influençant la dynamique des

communautés de zooplancton puisque les patrons n'étaient pas toujours similaires entre les deux années expérimentales. D'ailleurs, les deux années expérimentales n'avaient pas la même date de dégel du lac (jour 115 en 2009 et jour 106 en 2010). Cependant, puisque les *Daphnia* étaient plus abondantes dans les différents traitements pendant la période du printemps, des effets indirects des traitements à travers le réchauffement des sédiments se sont faits ressentir. Pendant l'été, le changement des communautés de zooplancton était principalement influencé par la profondeur de la thermocline. La biomasse totale des crustacés ainsi que celle de la chlorophylle de la zone euphotique ont augmenté suite aux traitements pendant l'été. Les principales espèces de crustacés affectées par les traitements étaient les deux plus petites espèces du lac, soit *T. prasinus* et *B. longirostris*. L'augmentation importante de ces espèces a provoqué une réduction significative de la taille individuelle de la communauté des crustacés pendant l'été. La taille des individus a également diminuée au printemps. La réduction de la taille individuelle est d'ailleurs une des réponses aux changements climatiques dans les écosystèmes aquatiques. Pendant l'été, les deux années expérimentales ont montré une différence de composition dans la communauté de crustacés. *O. modestus* était plus présente en 2009 tandis que *C. scutifer* était plus présente en 2010. Cette différence entre les deux années expérimentales suggère que les caractéristiques spécifiques des copépodes auront une influence majeure sur leur réponse face à un abaissement de la thermocline. La réponse des rotifères était encore plus stochastique à travers les traitements et les années expérimentales. Toutefois, dans les traitements mélange (abaissement+mélange et mélange), toutes les espèces ayant augmentées ont des appendices pour se protéger contre la prédation. Puisqu'une augmentation de la biomasse de la chlorophylle et des crustacés s'est produite suite aux traitements appliqués, une augmentation de la production primaire et secondaire dans un écosystème aquatique est possible s'il y a abaissement de la thermocline dans un lac tempéré. Cependant, cet abaissement de la thermocline pourrait provoquer une diminution de l'abondance des proies potentielles de zooplancton pour les prédateurs

invertébrés et les poissons à cause d'une dominance des cyclopoïdes dans la communauté, qui sont des proies plus difficiles à attraper.

3.2 Recommandations pour des études futures

Pour approfondir les connaissances sur la réponse du zooplancton sur ce type d'expérience, il faudrait regarder le contenu des sédiments en œufs et en différents stades de développement. Cette évaluation pourrait permettre de comprendre davantage la dynamique au sein de la communauté pélagique. De plus, il serait intéressant de construire un bilan global pour le réseau trophique entier afin de connaître quel niveau trophique serait le plus avantage face à un tel changement. Puisque l'abaissement de la thermocline augmente la biomasse de la chlorophylle et celle des crustacés, il pourrait également être astucieux de savoir si cette production plus élevée se poursuit également chez les invertébrés prédateurs et les poissons. La boucle microbienne est aussi un phénomène d'une importance considérable dans les systèmes lacustres. Il serait donc important de se pencher sur les effets d'un abaissement de la thermocline sur un tel phénomène. La poursuite de cette expérience sur plusieurs lacs d'une même région pourrait permettre d'évaluer si les lacs suivront une réponse similaire ou différente suite à l'abaissement de leur thermocline. Par exemple, il serait intéressant de connaître la réponse de lacs ayant un niveau d'eutrophisation et d'utilisation anthropique différents.

APPENDICE A

ZOOPLANCTON PRÉSENT DANS LE LAC CROCHE

Tableau A.1 Caractéristiques* qualitatives des espèces de zooplancton présentes dans le Lac Croche. Le groupe trophique représente leur préférence de type de proies et le type d'alimentation sépare les différentes habitudes alimentaires.

Espèces	Groupe trophique	Type d'alimentation
<i>Cladocera</i>		
<i>Bosmina longirostris</i> O. F. Müller, 1776	Herbivore	Filtration B
<i>Daphnia ambigua</i> Scourfield, 1947	Herbivore	Filtration D
<i>Daphnia catawba</i> Coker, 1926	Herbivore	Filtration D
<i>Daphnia longiremis</i> G. O. Sars, 1861	Herbivore	Filtration D
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> Liévin, 1848	Herbivore	Filtration S
<i>Holopedium gibberum</i> Zakkach Zaddach, 1855	Herbivore	Filtration S
<i>Leptodora kindtii</i> Focke, 1844	Carnivore	Prédateur
<i>Calanoida</i>		
<i>Epischura lacustris</i> S. A. Forbes, 1882	Herbivore	Suspension stationnaire
<i>Leptodiaptomus minutus</i> Lilljeborg in Guerne and Richard, 1889	Herbivore	Suspension stationnaire
<i>Cyclopoida</i>		
<i>Cyclops scutifer</i> G. O. Sars, 1863	Omnivore	Prédateur
<i>Mesocyclops edax</i> S. A. Forbes, 1890	Omnivore/Carnivore	Prédateur
<i>Orthocyclops modestus</i> Herrick, 1883	Carnivore	Prédateur
<i>Tropocyclops prasinus</i> Fischer, 1860	Omnivore/Herbivore	Prédateur
<i>Diptera</i>		
<i>Chaoborus flavicans</i> Meigen, 1830	Carnivore	Prédateur
<i>Chaoborus punctipennis</i> Say, 1823	Carnivore	Prédateur

*Basées sur Barnett, Finlay et Beisner, 2007 et B.E. Beisner, données non publiées.

Tableau A.2 Liste des espèces ou genres des rotifères présents dans le Lac Croche.
 L'habitat des rotifères est principalement pélagique. Les rotifères sont majoritairement herbivores et ils s'alimentent habituellement par filtration R. Le groupe représente une caractéristique physique ou comportementale.

Espèces	Groupe
<i>Anuraeopsis</i> sp. Lauterborn, 1900	Corps mou
<i>Ascomorpha</i> sp. Perty, 1850	Corps mou
<i>Asplanchna</i> sp. Gosse, 1850	Corps mou
<i>Brachionus</i> sp. Pallas 1766	Corps mou
<i>Conochiloides</i> sp. Hlava, 1904	Corps mou
<i>Conochilus</i> sp. Ehrenberg, 1834	Colonial
<i>Filinia</i> sp. Bory de St. Vincent, 1824	Corps armé
<i>Gastropus</i> sp. Imhof, 1888	Corps armé
<i>Kellicottia bostoniensis</i> Rousselet, 1908	Corps armé
<i>Kellicottia longispina</i> Kellicott, 1879	Corps armé
<i>Keratella cochlearis</i> Gosse, 1851	Corps armé
<i>Keratella hiemalis</i> Carlin, 1943	Corps armé
<i>Keratella taurocephala</i> Myers, 1938	Corps armé
<i>Lecane mira</i> Murray, 1913	Corps armé
<i>Monostyla copeis</i> Haring et Myers, 1926	Corps armé
<i>Ploesoma</i> sp. Herrick, 1885	Corps mou
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	Corps mou
<i>Synchaeta</i> sp. Ehrenberg, 1832	Corps mou
<i>Trichocerca</i> sp. Lamarck, 1801	Corps mou

APPENDICE B

COMPARAISON DES GROUPES MAJEURS DE ZOOPLANKTON ENTRE LES DEUX ANNÉES CONTRÔLES (2007 ET 2011)

Table B.1 Mean (SE) and *P*-values from the Student t-test comparison of the variation in biomass of the major zooplankton groups between the two “Before” years 2007 and 2011. The comparisons were analyzed statistically under the BACI design to test for treatment effects (for further explanation see Materials and Methods)

	Mean (SE)		<i>P</i> values
Zooplankton Group	2007	2011	
(a) B2-B1			
Total Cladocerans	-15.15 (12.70)	-54.37 (18.13)	ns
<i>Bosmina longirostris</i>	-0.40 (0.42)	-2.14 (1.81)	ns
<i>Holopedium gibberum</i>	2.30 (3.44)	13.38 (6.51)	ns
<i>Daphnia spp.</i>	-17.04 (14.98)	-65.60 (17.29)	ns
Calanoids	30.38 (15.38)	3.48 (3.01)	ns
Cyclopoids	-3.20 (3.73)	1.17 (2.54)	ns
Total Rotifers	-16.56 (14.80)	-8.02 (2.34)	ns
<i>Kellicotia</i> sp.	-0.43 (0.08)	0.57 (0.46)	0.051
<i>Keratella</i> sp.	-1.12 (0.32)	0.061 (0.37)	0.04
<i>Polyarthra vulgaris</i>	-1.64 (0.51)	-0.89 (0.49)	ns

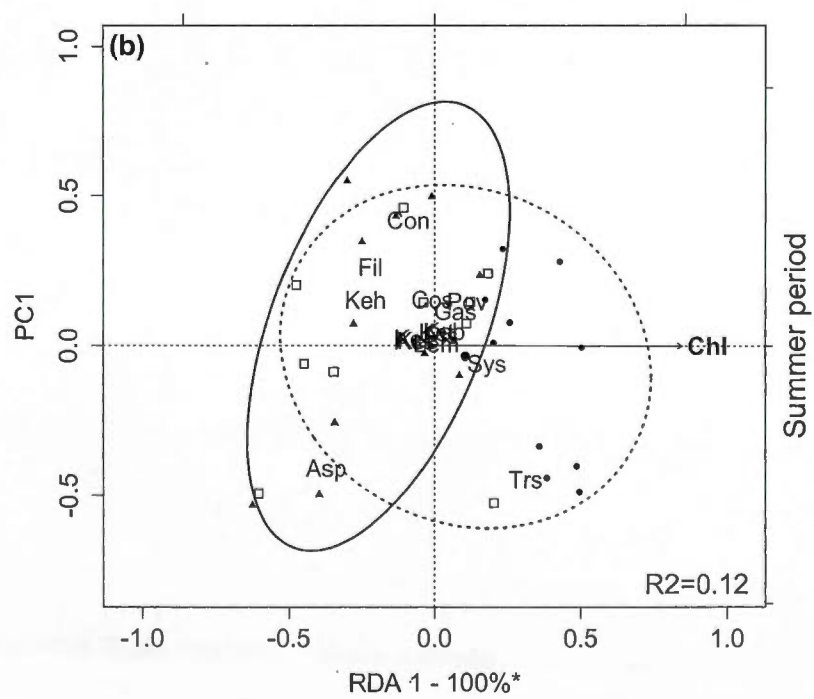
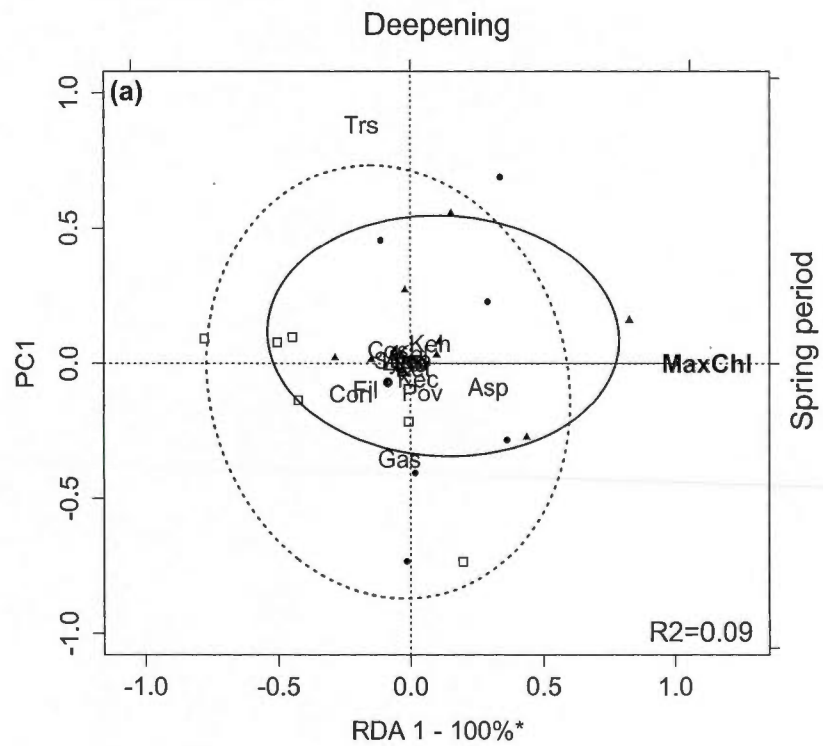
Table B.1 Mean (SE) and *P*-values from the Student *t*-test comparison of the variation in biomass of the major zooplankton groups between the two “Before” years 2007 and 2011. The comparisons were analyzed statistically under the BACI design to test for treatment effects (for further explanation see Materials and Methods).

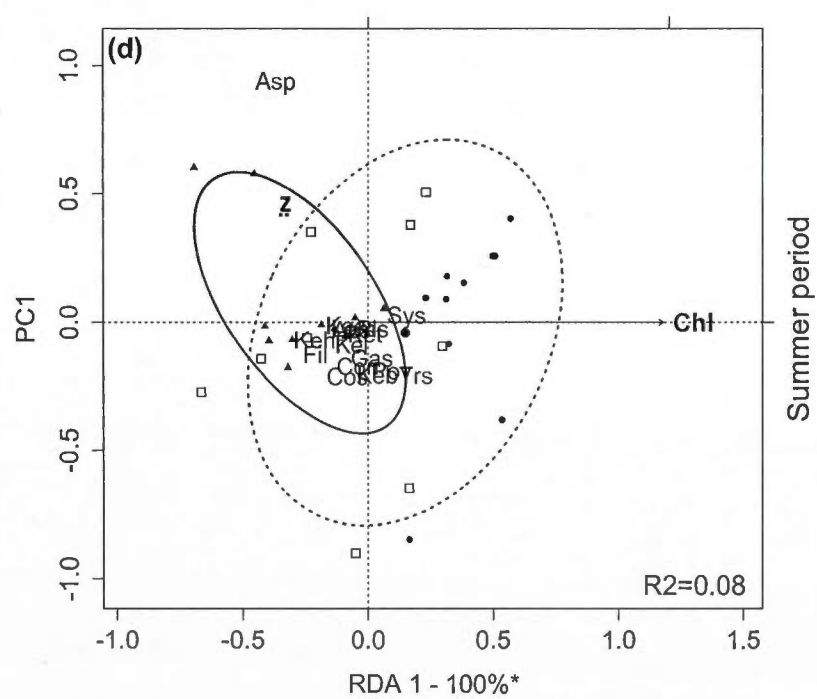
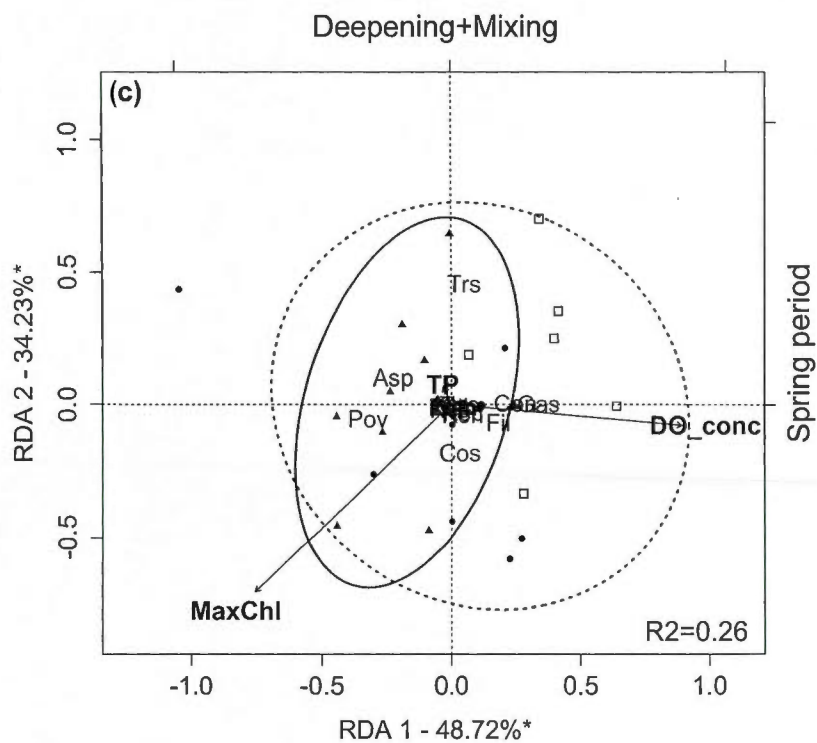
	Mean (SE)		P values
Zooplankton Group	2007	2011	
(b) B3-B1			
Total Cladocerans	-16.60 (14.50)	-48.72 (17.54)	ns
<i>Bosmina longirostris</i>	0.07 (0.71)	-1.82 (1.49)	ns
<i>Holopedium gibberum</i>	2.75 (5.46)	21.60 (9.62)	ns
<i>Daphnia</i> spp.	-19.43 (11.78)	-68.51 (21.47)	0.08
Calanoids	16.73 (19.80)	4.01 (2.90)	ns
Cyclopoids	-6.70 (6.22)	1.67 (2.30)	ns
Total Rotifers	-21.63 (14.88)	-6.99 (3.61)	ns
<i>Kellicotia</i> sp.	-0.48 (0.08)	0.32 (0.52)	ns
<i>Keratella</i> sp.	-1.07 (0.32)	-0.77 (0.32)	ns
<i>Polyarthra vulgaris</i>	-2.23 (0.91)	-0.23 (0.70)	ns
(c) B3-B2			
Total Cladocerans	-1.46 (12.33)	5.64 (4.95)	ns
<i>Bosmina longirostris</i>	0.47 (0.43)	0.33 (0.32)	ns
<i>Holopedium gibberum</i>	0.46 (3.33)	8.22 (4.80)	ns
<i>Daphnia</i> spp.	-2.39 (9.99)	-2.91 (9.23)	ns
Calanoids	-13.66 (14.47)	0.52 (2.59)	ns
Cyclopoids	-3.49 (6.25)	0.51 (1.59)	ns
Total Rotifers	-5.06 (6.49)	1.02 (2.25)	ns
<i>Kellicotia</i> sp.	-0.04 (0.08)	-0.25 (0.31)	ns
<i>Keratella</i> sp.	0.05 (0.10)	-0.83 (0.45)	0.06
<i>Polyarthra vulgaris</i>	-0.59 (0.44)	0.67 (0.38)	0.06

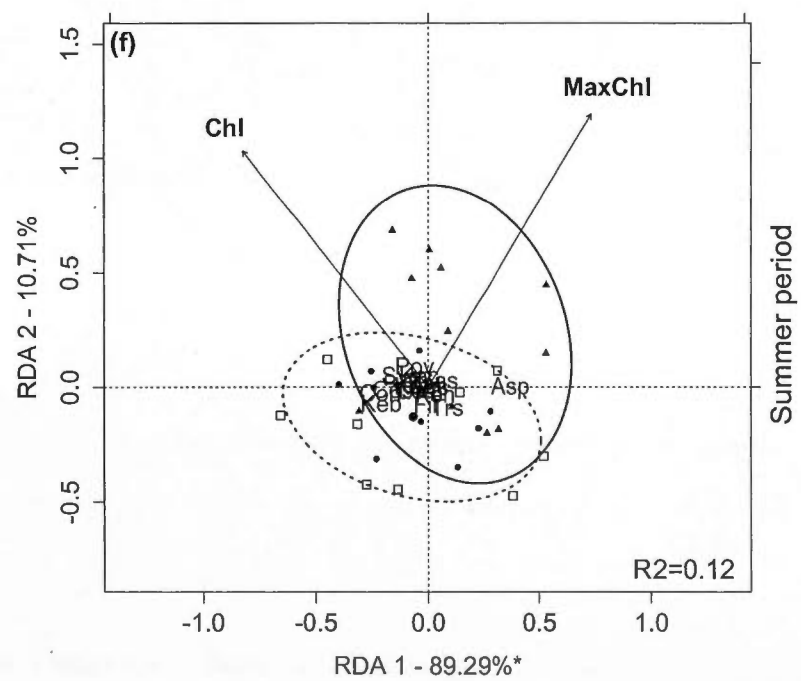
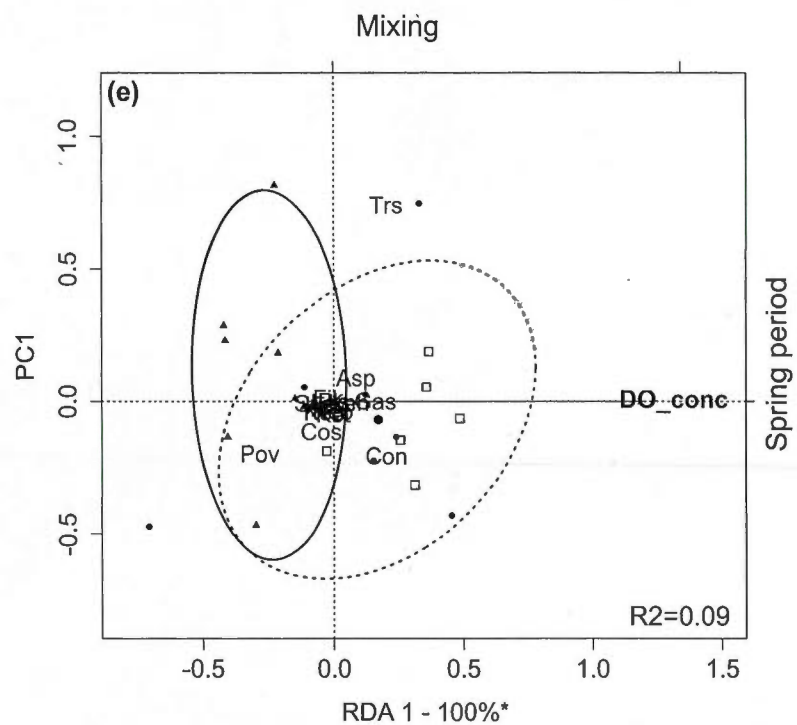
APPENDICE C

ANALYSES DE REDONDANCE PARTIELLE POUR LES COMMUNAUTÉS DE ROTIFÈRES PENDANT LA PÉRIODE DU PRINTEMPS ET DE L'ÉTÉ

Fig. C.1 Partial redundancy analysis (RDA) biplots indicating site and species scores for rotifer species founded in spring and summer periods by BACI-derived treatment (deepened, deepened+mixed and mixed). The percentage of constrained variance (R^2) explained by the axes is indicated with statistically significant axes indicated by an asterisk. White square markers indicate sampling dates in 2009, solid circles indicated 2010 dates and triangles indicate 2011 dates. Ellipses containing 80% of observations are indicated for the control year (solid line) and the two experimental years together (dashed line). Panels are: (a) Deepened treatment (B2-B1) in spring (RDA model $P=0.095$); (b) Deepened treatment in summer ($P=0.001$); (c) Deepened+mixed treatment (B3-B1) in spring ($P<0.005$); (d) Deepened+mixed treatment in summer ($P=0.012$); (e) Mixed treatment (B3-B2) in spring ($P=0.053$); (f) Mixed treatment in summer ($P=0.033$). Species abbreviations are: *Asplanchna* sp. (Asp), *Ascomorpha* sp. (Asc), *Conochiloides* sp. (Con), *Conochilus* sp. (Cos), *Filinia* sp. (Fil), *Gastropus* sp. (Gas), *Kellicotia bostoniensis* (Keb), *Kellicotia longispina* (Kel), *Keratella cochlearis* (Kec), *Keratella hiemalis* (Keh), *Keratella taurocephala* (Ket), *Lecane mira* (Lem), *Ploesoma* sp. (Pls), *Polyarthra vulgaris* (Pov), *Synchaeta* sp. (Sys), *Trichocerca* sp. (Trs). Environmental variable abbreviations are: chlorophyll average (Chl), chlorophyll maximum (MaxChl), concentration of dissolved oxygen (DO_conc).



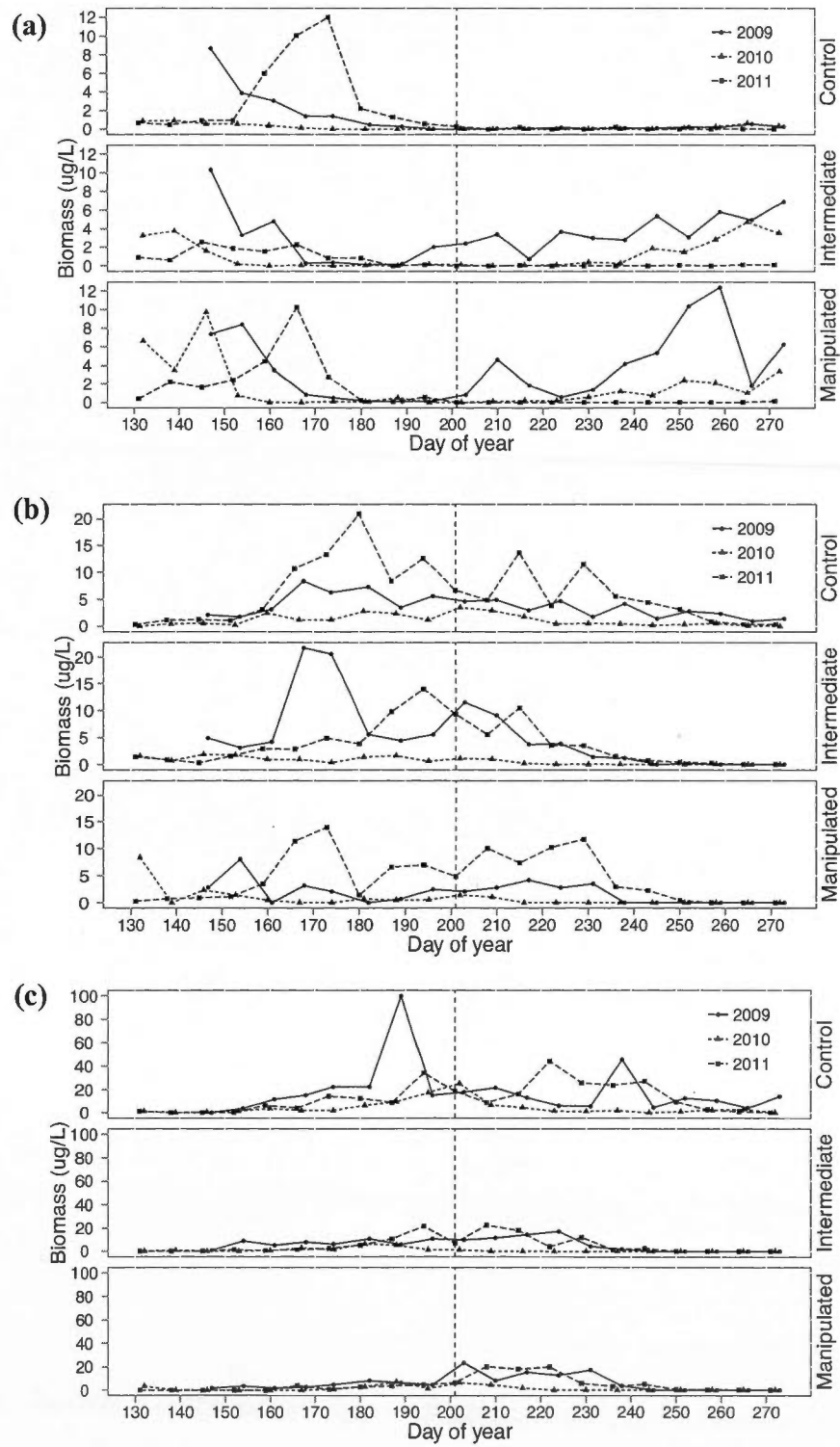




APPENDICE D

SÉRIES TEMPORELLES DES ESPÈCES INDICATRICES

Fig. D.1 Time series of the biomass of important cladoceran species for each basin in the control (2011) and experimental (2009-2010) years. (a) *Bosmina longirostris*; (b) *Daphnia ambigua*; (c) *Daphnia catawba*; (d) *Daphnia longiremis*; (e) *Holopedium gibberum*. The vertical dashed line represents the day of year at which the thermocline depth reached the average for the entire sampling period.



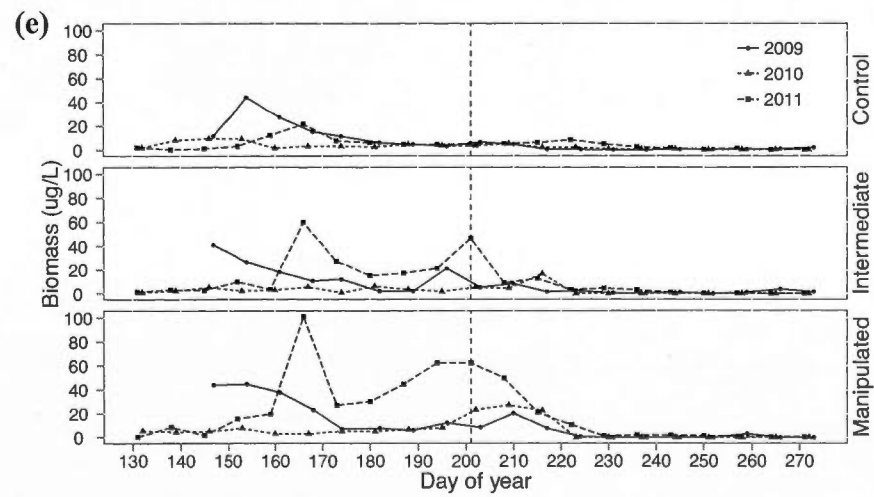
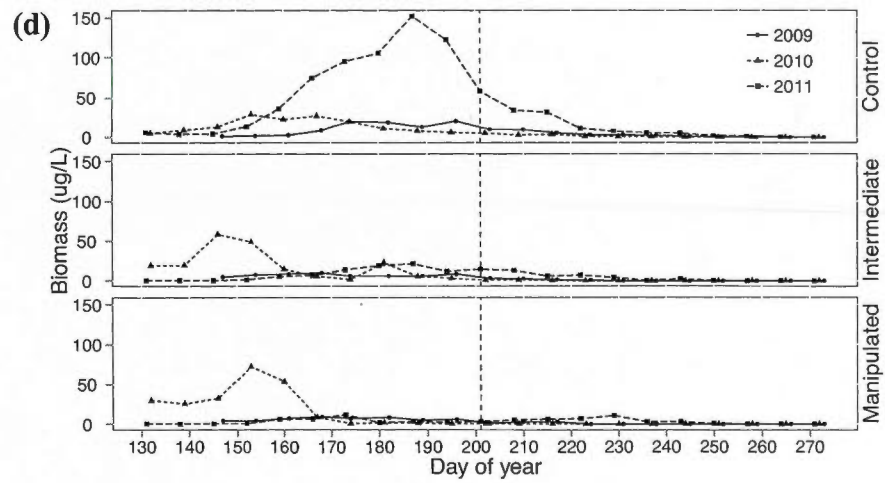


Fig. D.2 Time series of the biomass of important calanoid copepod species for each basin in the control (2011) and experimental (2009-2010) years. (a) *Epischura lacustris*; (b) *Leptodiaptomus minutus*. The vertical dashed line represents the day of year at which the thermocline depth reached the average for the entire sampling period.

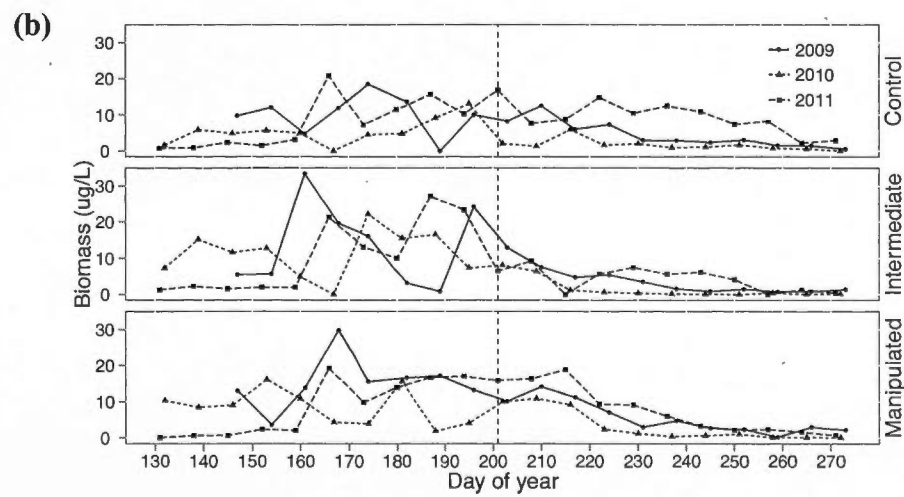
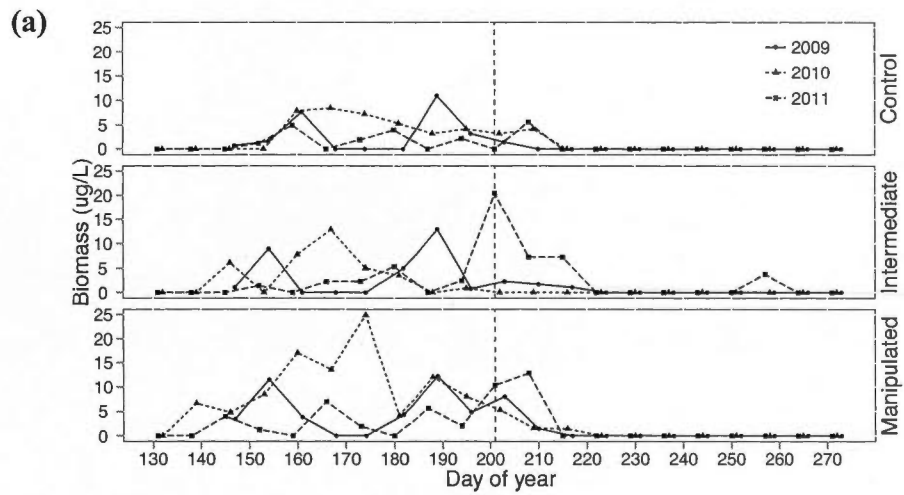
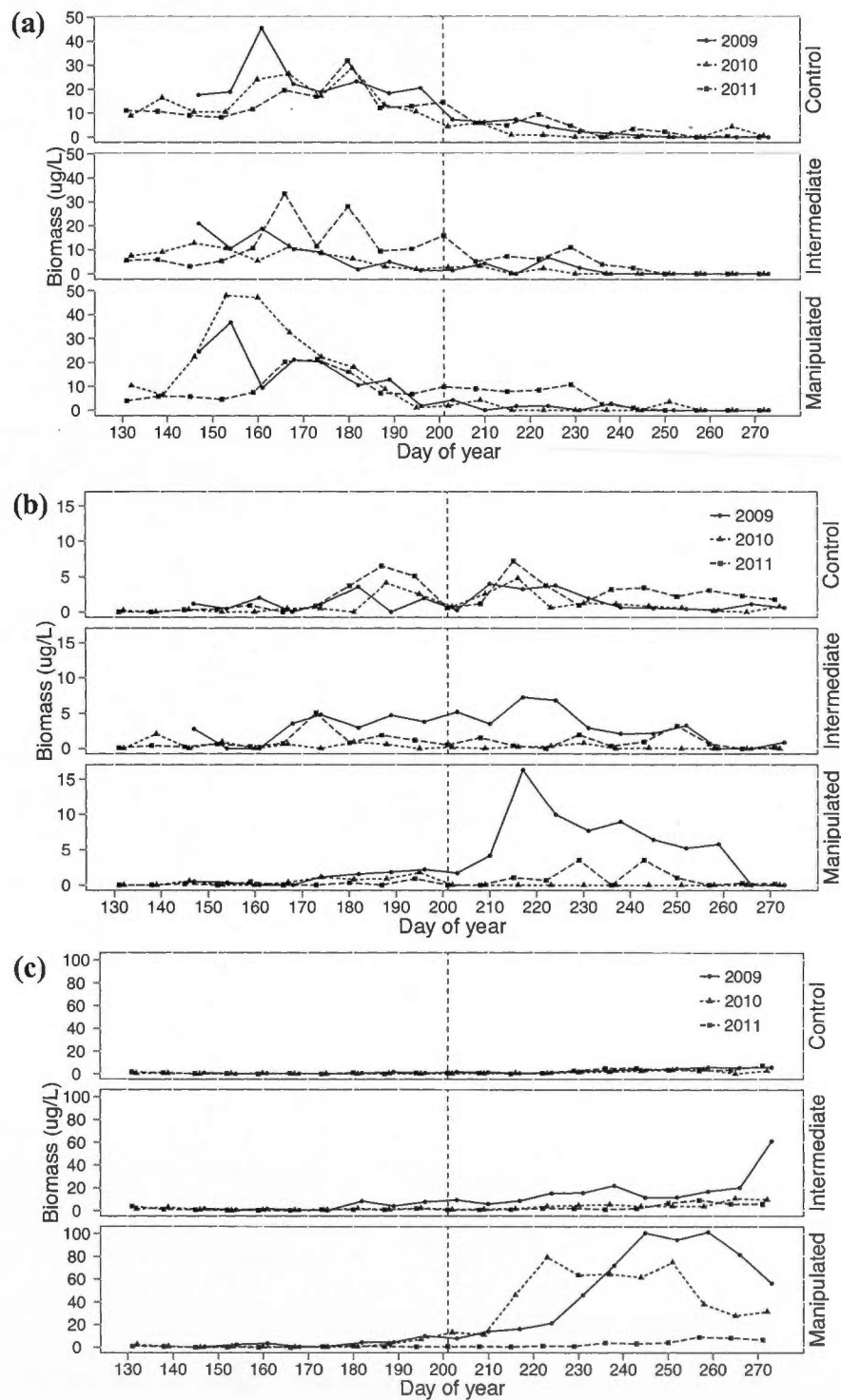


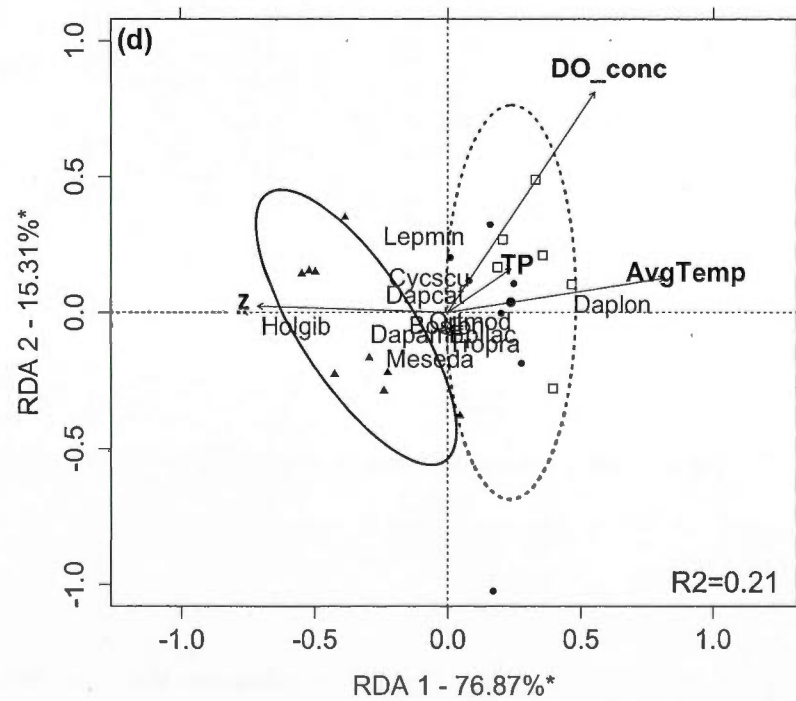
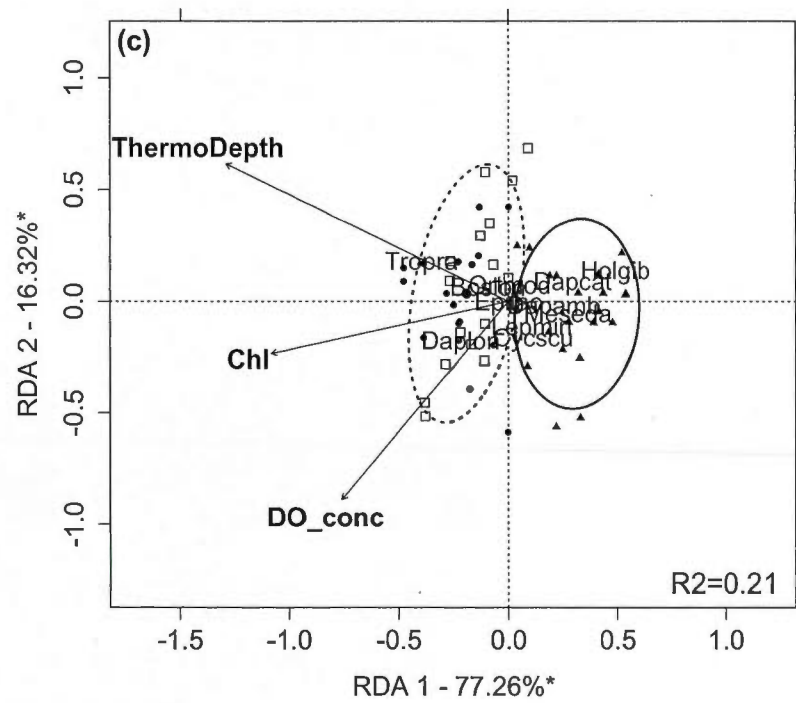
Fig. D.3 Time series of the biomass of important calanoid copepod species for each basin in the control (2011) and experimental (2009-2010) years. (a) *Cyclops scutifer*; (b) *Orthocyclops modestus*; (b) *Tropocyclops prasinus*. The vertical dashed line represents the day of year at which the thermocline depth reached the average for the entire sampling period.

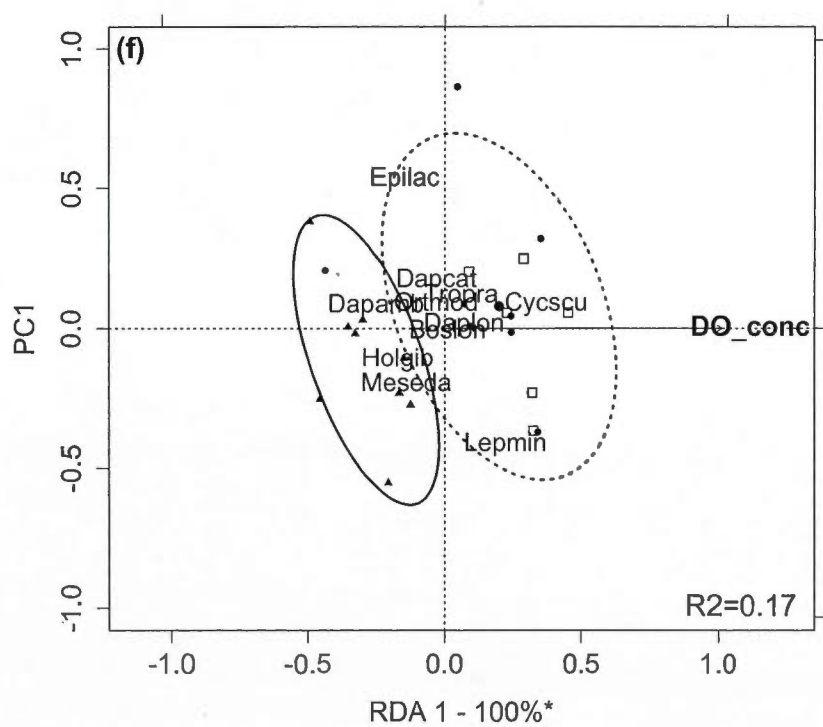
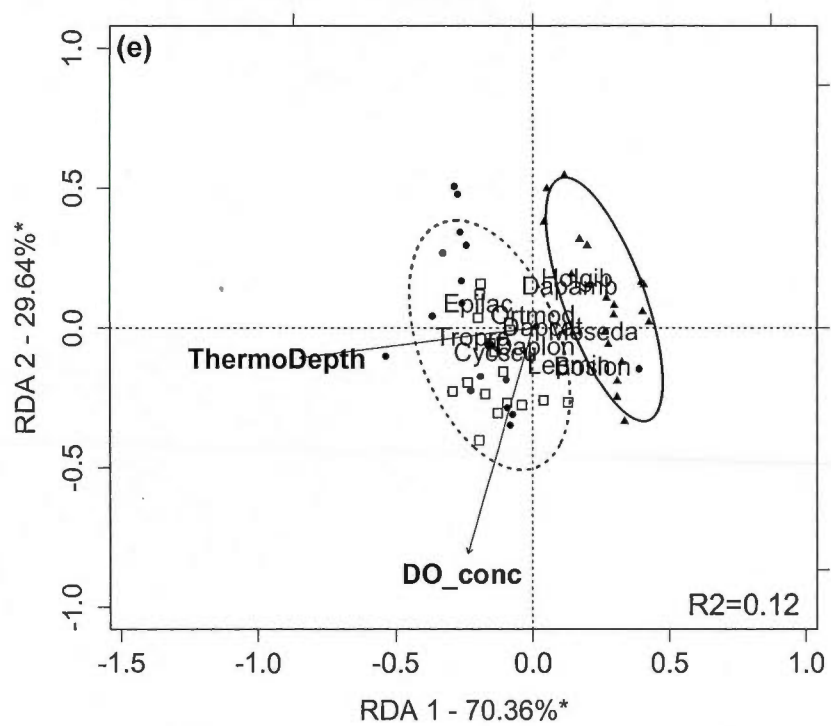


APPENDICE E

ANALYSES DE REDONDANCE PARTIELLE SUR LES COMMUNAUTÉS CRUSTACÉS POUR LA PÉRIODE ENTIÈRE D'ÉCHANTILLONNAGE ET LE PRINTEMPS

Figure E.1 Graphique de l'analyse de redondance partielle (RDA) pour les crustacés présents pendant toute la période d'échantillonnage et au printemps pour chaque traitement dérivé du BACI (abaissement, abaissement+mélange, mélange). La RDA partielle contrôle pour l'effet du temps (jour de l'année). Les covariables dans les RDA du printemps représentent le jour de l'année et non le nombre de jours après la fonte de la glace comme dans le Chapitre II. Le pourcentage de la variance contrainte (R^2) expliquée par les axes est indiqué et un astérisque indique que l'axe est significatif. Les carrés vides, les cercles pleins et les triangles pleins indiquent respectivement les dates en 2009, 2010 et 2011. Les ellipses contiennent 80% des observations et sont indiquées pour l'année contrôle (ligne pleine) et les années expérimentales ensemble (ligne pointillée). Les panneaux sont : (a) traitement d'abaissement (B2-B1) pour toute la période d'échantillonnage (modèle RDA $P=0,001$) ; (b) traitement d'abaissement (B2-B1) pour le printemps (modèle RDA $P=0,002$) ; (c) traitement d'abaissement+mélange (B3-B1) pour toute la période d'échantillonnage (modèle RDA $P=0,001$) ; (d) traitement d'abaissement+mélange (B3-B1) pour le printemps (modèle RDA $P=0,001$) ; (e) traitement du mélange (B3-B2) pour toute la période d'échantillonnage (modèle RDA $P=0,001$) ; (f) traitement du mélange (B3-B2) pour le printemps (modèle RDA $P=0,001$). Les abréviations des espèces sont : *Bosmina longirostris* (Boslon), *Daphnia ambigua* (Dapamb), *Daphnia catawba* (Dapcat), *Daphnia longiremis* (Daplon), *Holopedium gibberum* (Holgib), *Epischura lacustris* (Epilac), *Leptodiaptomus minutus* (Lepmin), *Cyclops scutifer* (Cycscu), *Mesocyclops edax* (Meseda), *Orthocyclops modestus* (Ortmod), *Tropocyclops prasinus* (Troppra). Les abréviations des variables environnementales sont : concentration en oxygène dissous (DO_conc), moyenne de la biomasse de chlorophylle dans la zone euphotique (Chl), température moyenne de la colonne d'eau (AvgTemp), carbone organique total (TOC), profondeur de la thermocline (ThermoDepth), profondeur de la zone euphotique (z) et phosphore total (TP).

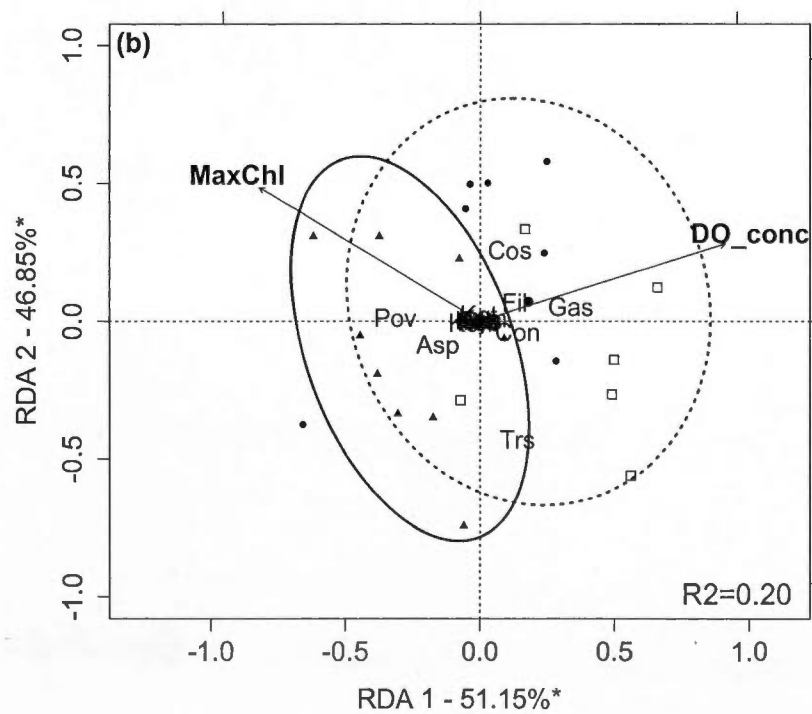
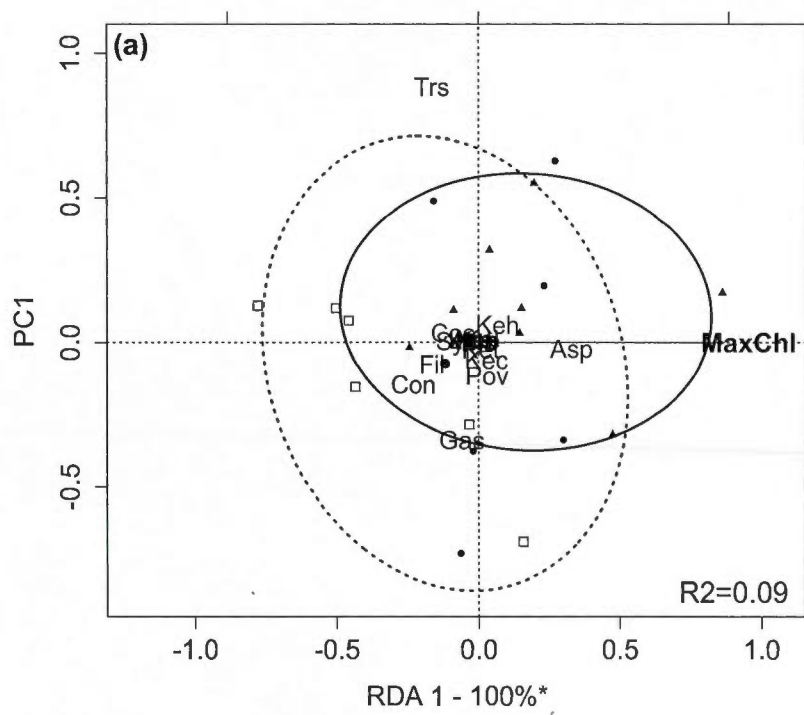


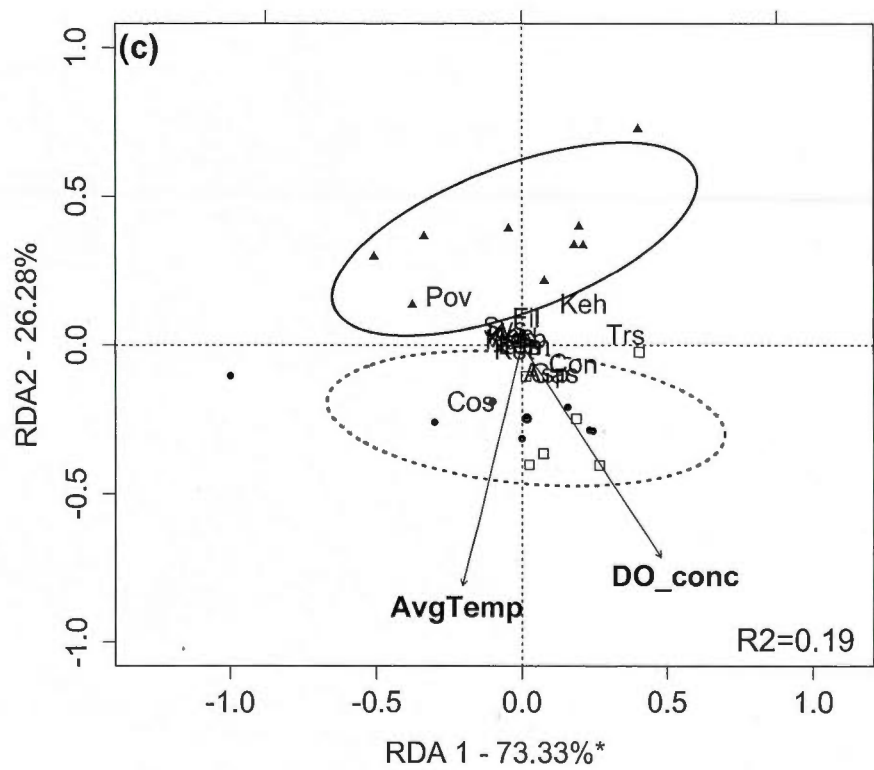


APPENDICE F

ANALYSES DE REDONDANCE PARTIELLE SUR LES COMMUNAUTÉS ROTIFÈRES POUR LA PÉRIODE ENTIÈRE D'ÉCHANTILLONNAGE ET LE PRINTEMPS

Figure F.1 Graphique de l'analyse de redondance partielle (RDA) pour les rotifères présents au printemps pour chaque traitement dérivé du BACI (abaissement, abaissement+mélange, mélange). La RDA partielle contrôle pour l'effet du temps (jour de l'année). Les covariables dans les RDA du printemps représentent le jour de l'année et non le nombre de jours après la fonte de la glace comme dans l'Appendice C. Le pourcentage de la variance contrainte (R^2) expliquée par les axes est indiqué et un astérisque indique que l'axe est significatif. Les carrés vides, les cercles pleins et les triangles pleins indiquent respectivement les dates en 2009, 2010 et 2011. Les ellipses contiennent 80% des observations et sont indiquées pour l'année contrôle (ligne pleine) et les années expérimentales ensemble (ligne pointillée). Les panneaux sont : (a) traitement d'abaissement (B2-B1 ; modèle RDA $P=0,069$) ; (b) traitement d'abaissement+mélange (B3-B1 ; modèle RDA $P=0,002$) ; (c) traitement du mélange (B3-B2; modèle RDA $P=0,006$). Les abréviations des espèces sont : *Asplanchna* sp. (Asp), *Ascomorpha* sp. (Asc), *Conochiloides* sp. (Con), *Conochilus* sp. (Cos), *Filinia* sp. (Fil), *Gastropus* sp. (Gas), *Kellicotia bostoniensis* (Keb), *Kellicotia longispina* (Kel), *Keratella cochlearis* (Kec), *Keratella hiemalis* (Keh), *Keratella taurocephala* (Ket), *Lecane mira* (Lem), *Ploesoma* sp. (Pls), *Polyarthra vulgaris* (Pov), *Synchaeta* sp. (Sys), *Trichocerca* sp. (Trs). Les abréviations des variables environnementales sont : concentration en oxygène dissous (DO_conc), maximum de chlorophylle (MaxChl), température moyenne de la colonne d'eau (AvgTemp).





BIBLIOGRAPHIE

- Adrian, R., et R. Deneke, 1996. «Possible impact of mild winters on zooplankton succession in eutrophic lakes of the Atlantic European area». *Freshwater Biology*, vol.36, no 3, p. 757-770.
- Adrian, R., N. Walz, T. Hintze, S. Hoeg et R. Rusche. 1999. «Effects of ice duration on plankton succession during spring in a shallow polymictic lake». *Freshwater Biology*, vol. 41, no 3, p. 621-632.
- Adrian, R., S. Wilhelm et D. Gerten. 2006. «Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming». *Global Change Biology*, vol. 12, no 4, p. 652-661.
- Anneville, O., J. C. Molinero, S. Souissi et D. Gerdeaux. 2010. «Seasonal and interannual variability of cladoceran communities in two peri-alpine lakes: uncoupled response to the 2003 heat wave». *Journal of Plankton Research*, vol. 32, no 6, p. 913-925.
- Antenucci, J. P., A. Ghadouani, M. A. Burford et J. R. Romero. 2005. «The long-term effect of artificial destratification on phytoplankton species composition in a subtropical reservoir». *Freshwater Biology*, vol. 50, no 6, p. 1081-1093.
- Barnett, A. J. D, K. Finlay et B. E. Beisner. 2007. «Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification». *Freshwater Biology*, vol. 52, p. 796-813.
- Basu, B. K., et F. R. Pick. 1996. «Factors regulating phytoplankton and zooplankton biomass in temperate rivers». *Limnology and Oceanography*, vol. 41, no 7, p. 1572-1577.
- Becker, A., A. Herschel et C. Wilhelm. 2006. «Biological effects of incomplete destratification of hypertrophic freshwater reservoir». *Hydrobiologia*, vol. 559, p. 85-100.
- Beisner, B. E. 2001a. «Herbivory in variable environments: an experimental test of the effects of vertical mixing and *Daphnia* on phytoplankton community structure». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 58, p. 1371-1379.

- Beisner, B.E. 2001b. «Plankton community structure in fluctuating environments and the roles of productivity and herbivory». *Oikos*, vol. 95, p. 496-510.
- Berger, S. A., S. Diehl, T. J. Kunz. 2006. «Light supply, plankton biomass, and seston stoichiometry in a gradient of lake mixing depths». *Limnology and Oceanography*, vol. 51, no 4, p. 1898-1905.
- Berger, S. A., S. Diehl, H. Stibor, G. Trommer et M. Ruhenstroth. 2010. «Water temperature and stratification depth independently shift cardinal events during plankton spring succession». *Global Change Biology*, vol. 16, no 7, p. 1954-1965.
- Berger, S. A., S. Diehl, H. Stibor, G. Trommer, M. Ruhenstroth, A. Wild, A. Weigert, C. G. Jager et M. Striebel. 2007. «Water temperature and mixing depth affect timing and magnitude of events during spring succession of the plankton». *Oecologia*, vol. 150, no 4, p. 643-654.
- Caceres, C. E. 1998. «Interspecific variation in the abundance, production, and emergence of *Daphnia* diapausing eggs». *Ecology*, vol. 79, no 5, p. 1699-1710.
- Cantin, A. 2009. «Abaissement artificiel de la thermocline d'un lac: effets sur la plancton». Mémoire de maîtrise, Montréal, Université du Québec à Montréal, 89 p.
- Cantin, A., B. E. Beisner, J. M. Gunn, Y. T. Prairie et J. G. Winter. 2011. «Effects of thermocline deepening on lake plankton communities». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 68, p. 260-276.
- Chavez, F. P., P. G. Strutton, G. E. Friedrich, R. A. Feely, G. C. Feldman, D. G. Foley et M. J. McPhaden. 1999. «Biological and chemical response of the equatorial Pacific Ocean to the 1997-98 El Nino». *Science*, vol. 286, no 5447, p. 2126-2131.
- Daufresne, M., K. Lengfellner et U. Sommer. 2009. «Global warming benefits the small in aquatic ecosystems». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 106, no 31, p. 12788-12793. En ligne.
- De Stasio, B. T., Jr., D. K. Hill, J. M. Kleinmans, N. P. Nibbelink et J. J. Magnuson. 1996. «Potential effects of global climate change on small north-temperate lakes: Physics, fish, and plankton». *Limnology and Oceanography*, vol. 41, no 5, p. 1136-1149.

- Feniova, I. Y., et N. S. Zilitinkevich. 2012. «Dependence of Demographic Parameters and Results of Competition on Temperature in Cladocerans». *Russian Journal of Ecology*, vol. 43, no 2, p. 131-136.
- Forsius, M., T. Saloranta, L. Arvola, S. Salo, M. Verta, P. Ala-Opas, M. Rask et J. Vuorenmaa. 2010. «Physical and chemical consequences of artificially deepened thermocline in a small humic lake-a paired whole-lake climate change experiment». *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, vol. 7, no 3, p. 2915-2947.
- France, R. 1997. «Land-water linkages: Influences of riparian deforestation on lake thermocline depth and possible consequences for cold stenotherms». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 54, no 6, p. 1299-1305. In *ProQuest Deep Indexing: Biological Sciences*.
- GIEC, 2007 : *Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat* [Équipe de rédaction principale, Pachauri, R.K. et Reisinger, A. (publié sous la direction de~)]. GIEC, Genève, Suisse, 103 pages.
- Giorgi, F., X. Bi et J. Pal. 2004. «Mean, interannual variability and trends in a regional climate change experiments over Europe. II: Climate change scenarios». *Climate Dynamics*, vol. 23, no 7-8, p. 839-858.
- Gorham, E., et F. M. Boyce. 1989. «Influence of lake surface area and depth upon thermal stratification and the depth of the summer thermocline». *Journal of Great Lakes Research*, vol. 15, no 2, p. 233-245.
- Gunn, J. M., E. Snucins, N. D. Yan et M. T. Arts. 2001. «Use of water clarity to monitor the effects of climate change and other stressors on oligotrophic lakes». *Environ. Monit. Assess.*, vol. 67, p. 69-88.
- Hanazato T et M. Yasuno. 2004. «Zooplankton community structure driven by vertebrate and invertebrate predators». *Oecologia*, vol 81, p. 450-458.
- Heo, W., et B. Kim. 2004. «The effect of artificial destratification on phytoplankton in a reservoir». *Hydrobiologia*, vol. 524, no 1, p. 229-239.
- Huisman, J., J. Sharples, J. M. Stroom, P. M. Visser, W. E. A. Kardinaal, J. M. H. Verspagen et B. Sommeijer. 2004. «Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species». *Ecology*, vol. 85, no 11, p. 2960-2970.

- Kalff, J. 2003. *Limnology : Inland Water Ecosystems*. Upper Saddle River : Prentice Hall, 592 p.
- Kiorboe, T., et E. Saiz. 1995. «Planktivorous feeding in calm and turbulent environments, with emphasis on copepods». *Marine Ecology Progress Series*, vol. 122, no 1-3, p. 135-145.
- Lampert, W., et U. Sommer. 2007. *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. New York : Oxford University Press, 324 p.
- Lewis, D. M., et T. J. Pedley. 2001. «The influence of turbulence on plankton predation strategies». *Journal of Theoretical Biology*, vol. 210, no 3, p. 347-365.
- Longhi, M. L., et B. E. Beisner. 2010. «Patterns in taxonomic and functional diversity of lake phytoplankton». *Freshwater Biology*, vol. 55, no 6, p. 1349-1366.
- Lydersen, E., K. J. Aanes, S. Andersen, T. Andersen, P. Brettum, T. Baekken, L. Lien, E. A. Lindstroem, J. E. Loevik, M. Mjelde, T. J. Oredalen, A. L. Solheim, R. Romstad et R. F. Wright. 2008. «Ecosystem effects of thermal manipulation of a whole lake, Lake Breisjoeen, southern Norway (THERMOS project)». *Hydrology and Earth System Sciences*, vol. 12, no 2, p. 509-522.
- Maier, G. 1989. «The effect of temperature on the development times of eggs, naupliar and copepodite stages of five species of cyclopoid copepods». *Hydrobiologia*, vol. 184, p. 79-88.
- McCauley, E. 1984. «The estimation of the abundance and biomass of zooplankton samples». In *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Water*, sous la direction de J. A. Downing et F. H. Rigler, p. 228-265. Oxford : Blackwell Scientific Publications.
- McCauley, E., et F. Briand. 1979. «Zooplankton grazing and phytoplankton species richness: Field tests of the predation hypothesis». *Limnology and Oceanography*, vol. 24, p. 243-252.
- Medora Corporation. 2012. «Circulating the World's Water With SolarBee & GridBee Products». En ligne. <www.medora.com>. Consulté le 29 juillet 2012.
- Metcalf, A. M., T. J. Pedley et T. F. Thingstad. 2004. «Incorporating turbulence into a plankton foodweb model». *Journal of Marine Systems*, vol. 49, no 1-4, p. 105-122.

- Nicolle, A., P. Hallgren, J. von Einem, E. S. Kritzberg, W. Graneli, A. Persson, C. Bronmark et L. A. Hansson. 2012. «Predicted warming and browning affect timing and magnitude of plankton phenological events in lakes: a mesocosm study». *Freshwater Biology*, vol. 57, no 4, p. 684-695.
- Pace, M. L., S. E. G. Findlay et D. Lints. 1992. «Zooplankton in advective environments: The Hudson River community and a comparative analysis». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 49, no 5, p. 1060-1069.
- Petersen, J. E., L. P. Sanford et W. M. Kemp. 1998. «Coastal plankton responses to turbulent mixing in experimental ecosystems». *Marine Ecology Progress Series*, vol. 171, p. 23-41.
- Platt, T., C. Fuentes-Yaco et K. T. Frank. 2003. «Marine ecology: Spring algal bloom and larval fish survival». *Nature*, vol. 423, no 6938, p. 398-399.
- Rhew, K., R. M. Baca, C. A. Ochs et S. T. Threlkeld. 1999. «Interaction effects of fish, nutrients, mixing and sediments on autotrophic picoplankton and algal composition». *Freshwater Biology*, vol. 42, no 1, p. 1999.
- Rodriguez, F., E. Fernandez, R. N. Head, D. S. Harbour, G. Bratbak, M. Heldal et R. P. Harris. 2000. «Temporal variability of viruses, bacteria, phytoplankton and zooplankton in the western English Channel off Plymouth». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, vol. 80, no 4, p. 575-586.
- Santer, B., et W. Lampert. 1995. «Summer diapause in cyclopoid copepods - adaptative response to a food bottleneck». *Journal of Animal Ecology*, vol. 64, no 5, p. 600-613.
- Sastri, A. R., P. Juneau et B. E. Beisner. 2012. «Evaluation of chitobiase-based estimates of secondary productivity for freshwater crustacean zooplankton». Manuscript soumis à *Journal of Plankton Research*.
- Schalau, K., K. Rinke, D. Straile et F. Peeters. 2008. «Temperature is the key factor explaining interannual variability of Daphnia development in spring: a modelling study». *Oecologia*, vol. 157, no 3, p. 531-543.
- Scheffer, M., D. Straile, E. H. van Nes et H. Hosper. 2001. «Climatic warming causes regime shifts in lake food webs». *Limnology and Oceanography*, vol. 46, no 7, p. 1780-1783.

- Schindler, D. 2009. «Lakes as sentinels and integrators for the effects of climate change on watersheds, airsheds, and landscapes». *Limnol. Oceanogr.*, vol. 54, no 6, part 2, p. 2349-2358.
- Schindler, D., B. R. Parker et M. P. Stainton. 1996. «Consequences of climate warming and lake acidification for UV-b penetration in North American boreal lakes». *Nature*, vol. 379, p. 705-708.
- Schindler, D. W. 2001. «The cumulative effects of climate warming and other human stresses on Canadian freshwaters in the new millennium». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 58, p. 18-29.
- Schindler, D. W., K. G. Beaty, E. J. Fee, E. R. Cruikshank, E. R. DeBruyn, D. L. Findlay, G. A. Linsey, J. A. Shearer, M. P. Stainton et M. A. Turner. 1990. «Effects of climatic warming on lakes of the central boreal forest». *Science*, vol. 250, p. 967-970.
- Schindler, D. W., S. E. Bayley, B. R. Parker, K. G. Beaty, D. R. Cruikshank, E. J. Fee, E. U. Schindler et M. P. Stainton. 1996. «The effects of climatic warming on the properties of Boreal lakes and streams at the Experimental Lakes Area, Northwestern Ontario». *Limnology and Oceanography*, vol. 41, no 5, p. 1004-1017.
- Scully, N. M., et D.R.S Lean. 1994. «The attenuation of ultraviolet radiation in temperate lakes». *Arch. Hydrobiol. Bieh. Ergebn. Limnol.*, vol. 43, p. 135-144.
- Scully, N. M., P. R. Leavitt et S. R. Carpenter. 2000. «Century-long effects of forest harvest on the physical structure and autotrophic community of a small temperate lake». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 57, p. 50-59.
- Shurin J. B., B. Winder, R. Adrian, W. B. Keller, B. Matthews, A. M. Paterson, M. J. Paterson, B. Pinel-Alloul, J. A. Rusak, N. D. Yan. 2010. «Environmental stability and lake zooplankton diversity - contrasting effects of chemical and thermal variability». *Ecology Letters*, vol. 13, p. 453-463.
- Snucins, E., et J.M. Gunn. 2000. «Interannual variation in the thermal structure of clear and colored lakes». *Limnology and Oceanography*, vol. 45, no 7, p. 1639-1646.
- Sommer, U. 1989. «Toward a Darwinian ecology of plankton». In *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*. p. 1-8. Berlin: Springer-Verlag.

- Sommer, U., Z. M. Gliwicz, W. Lampert et A. Duncan. 1986. «The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters». *Arch. Hydrobiol.*, vol. 106, p. 433-471.
- Spigel, R. H., et J. Imberger. 1980. «The classification of mixed-layer dynamics in lakes of small to medium size». *Journal of Physical Oceanography*, vol. 10, no 7, p. 1104-1121.
- Sterner, R. W. 1989. «The role of grazers in phytoplankton succession». In *Plankton ecology*, sous la direction de U. Sommer, p. 107-170. New York : Springer-Verlag.
- Stewart-Oaten, A. W. W. Murdoch et K. R. Parker. 1986. «Environmental impact assessment: "Pseudoreplication in time?"». *Ecology*, vol. 67, no 4, p. 929-940.
- Thackeray, S. J., D. G. George, R. I. Jones et I. J. Winfield. 2006. «Statistical quantification of the effect of thermal stratification on patterns of dispersion in a freshwater zooplankton community». *Aquatic Ecology*, vol. 40, no 1, p. 23-32.
- Townsend, C. R., M. Begon et J. L. Harper. 2003. *Essentials of Ecology*, second. Oxford: Blackwell Sciences, 530 p.
- Verta, M., S. Salo, M. Korhonen, P. Porvari, A. Paloheimo et J. Munthe. 2010. «Climate induced thermocline change has an effect on the methyl mercury cycle in small boreal lakes». *Science of the Total Environment*, vol. 408, no 17, p. 3639-3647.
- Vijverberg, J. 1980. «Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of Cladocera and Copepoda from Tjeukemeer, The Netherlands». *Freshwater Biology*, vol. 10, p. 317-340.
- Visser, A. W., H. Saito, E. Saiz et T. Kiorboe. 2001. «Observations of copepod feeding and vertical distribution under natural turbulent conditions in the North Sea». *Marine Biology*, vol. 138, no 5, p. 1011-1019.
- Visser, A. W., et A. Stips. 2002. «Turbulence and zooplankton production: insights from PROVESS». *Journal of sea research, special issue*, vol. 47, no 3-4, p. 317-329.
- Walker, B. H. 1991. «Ecological consequences of atmospheric and climate change». *Climatic Change*, vol. 18, p. 301-316.

- Weithoff, G., A. Lorke et N. Walz. 2000. «Effects of water-column mixing on bacteria, phytoplankton, and rotifers under different levels of herbivory in a shallow eutrophic lake». *Oecologia*, vol. 125, no 1, p. 91-100.
- Wetzel, R. G. 1983. *Limnology*. New York: Saunders College, 767 p.
- Winder, M., et D. E. Schindler. 2004. «Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem». *Ecology*, vol. 85, no 8, p. 2100-2106.